

# ZEITSCHRIFT FÜR INDUKTIVE ABSTAMMUNGS- UND VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN UND GELEITET

VON

CH. AUERBACH · H. BAUER · E. HADORN · A. KÜHN  
G. MELCHERS · F. OEHLKERS · K. PÄTAU · H. STUBBE

85. BAND 3. HEFT

MIT 21 TEXTABBILDUNGEN UND 1 TAFEL

(ABGESCHLOSSEN AM 1. AUGUST 1953)



BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG  
SPRINGER - VERLAG

1953

Z. Ver-  
erbungalehre

Preis DM 29.60

# Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre.

Begründet 1908. Herausgegeben von C. Correns, V. Haecker, G. Steinmann, R. v. Wettstein, Erwin Baur u. a. Band 1—81 (1944) Berlin, Gebr. Bornträger, ab Band 82 (1948) Berlin, Springer.

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erscheint nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Manuskripte sind unter Berücksichtigung der besonderen Arbeitsrichtung an einen der nachstehenden Herausgeber zu senden:

*Dr. Charlotte Auerbach, Institute of Animal Genetics, Kings Buildings, West Mains Road, Edinburgh/Schottland,*

*Professor Dr. Hans Bauer, Wilhelmshaven, Max Planck-Institut für Meeresbiologie, Anton-Dohrn-Weg,*

*Professor Dr. Ernst Hadorn, Zürich (Schweiz), Zoologisches Institut der Universität, Kästlergasse 16,*

*Professor Dr. Alfred Kühn, Max Planck-Institut für Biologie, Tübingen, Spemannstraße 34,*

*Professor Dr. Georg Melchers, Tübingen, Max Planck-Institut für Biologie, Corrensstraße 1,*

*Professor Dr. Friedrich Oehlkers, Freiburg i. Br., Botanisches Institut, Schänzlestraße 9—11,*

*Professor Dr. Klaus Pätau, Department of Botany, Biology Building, University of Wisconsin, Madison 6 Wis. USA,*

*Professor Dr. Hans Stubbe, Gatersleben (Bezirk Dessau), Institut für Kulturpflanzenforschung.*

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Bei den Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmeverbedingungen aufmerksam gemacht hat.

Von jeder Arbeit werden 75 Sonderabdrucke unentgeltlich geliefert.

Dissertationen und Habilitationsschriften werden als solche nicht in die Zeitschrift aufgenommen. Ist eine in die Zeitschrift aufgenommene Arbeit als Dissertation oder Habilitationsschrift von einer Fakultät angenommen, darf dies durch eine Fußnote vermerkt werden. Mit allen für eine Dissertations- oder Habilitationsschrift notwendigen Sonderausstattungen (besonderer Titel, Lebenslauf usw.) befaßt sich der Verlag grundsätzlich nicht, er stellt jedoch den Doktoranden bzw. Dozenten den Satz zur Verfügung zwecks Anfertigung der Dissertations- bzw. Habilitationsexemplare.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz für Originalabhandlungen und kleinere Mitteilungen von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen.

Alle Korrekturen sind an

*Professor Dr. Georg Melchers, (14b) Tübingen, Max Planck-Institut für Biologie, Corrensstraße 1,*

alle die Zeitschrift betreffenden geschäftlichen Mitteilungen an den

*Springer-Verlag, (17a) Heidelberg, Neuenheimer Landstraße 24,*  
zu senden.

Die geschäftsführenden Herausgeber:

*G. Melchers*

*H. Stubbe*

*Berlin W 35*

*Reichpietschufer 20*

*Fernsprecher: 249251*

Vertriebsvertretung im Ausland:

*Lange, Maxwell & Springer Ltd., 242 Marylebone Road, London N.W. 1*

Aus dem Botanischen Institut der Universität Erlangen.

## WEITERE UNTERSUCHUNGEN ZUR SELEKTIVEN BEFRUCHTUNG\*.

Von

J. SCHWEMMLE und W. KOEPCHEN.

(Eingegangen am 16. Februar 1953.)

Die *Oenothera odorata* ist eine isogame Komplexheterozygote. Durch Eizellen und Pollen werden die Komplexe v und I übertragen. Wird sie geselbstet, so müßten die v·v und I·I zusammen so häufig sein wie die v·I. Das ist aber offensichtlich nicht der Fall. So wurden z. B. in einer Selbstung mit 52,7% großen Samen (bezogen auf den ganzen Kapselinhalt), die zu 88,8% gekeimt hatten, 32,3% v·I und 8,0% v·v gezählt und in einer v·I × v·I-Kreuzung mit 49,9% großen Samen kamen bei 85,5% Keimung auf 34,1% v·I nur 4,1% v·v. Wahrscheinlich steckten einige v·v in den nicht gekeimten Samen; aber dadurch wird ihr Anteil nicht wesentlich erhöht. Die I·I sind mit *odorata*-Plastiden nicht lebensfähig. Sie sind zum Teil in den ungekeimten Samen, von denen aber nur wenige taub sind, außerdem noch in den geschrumpften Samen und dem sog. groben Pulver. Da aber beide zusammen auch nur etwa 3—4% ausmachen, und sicher dazu auch Samenanlagen mit v·v- und v·I-Embryonen werden, kann der Anteil an I·I, der sich allerdings nicht genau bestimmen läßt, nicht groß sein. Es entstehen also die v·v und I·I zu wenig häufig.

Kreuzt man die *Oenothera odorata* (v·I) mit der trisomen Mutante Typ A, bei der durch den Pollen nur der v-Komplex vererbt wird, so ist der Samenansatz mit 49,0% großen Samen bei den 4 besten Kapseln recht gut. Die Samen keimten zu 87,5%. Gezählt wurden 14,3% v·v und 26,2% v·I. Auch wenn wir nicht wissen, wieviel v·v in den nicht gekeimten Samen stecken, so sind sie doch weniger häufig als die v·I. Die Affinität der v-Samenanlagen zu den v-Schläuchen ist demnach geringer als die der I-Samenanlagen zu den v-Schläuchen, aber doch größer als man nach dem Ausfall der Selbstungen der v·I annehmen konnte.

Die Kreuzungen der v·I mit der Homozygote I·I, die mit *Berteriana*-Plastiden lebensfähig ist, setzen schlechter an als die v·I × Typ A-Kreuzungen. Bei den 3 besten Kapseln waren es 27,9% große Samen. Diese keimten zu nur 55,2%. In den nicht gekeimten Samen mußten zu einem großen Teil I·I stecken, ebenso in den geschrumpften Samen und dem groben Pulver, die mit 8,3% jetzt häufiger sind. Später wurden 13,7% v·I gezählt. Die Affinität der v-Samenanlagen zu den I-Schläuchen ist demzufolge 13,7, also kleiner als die der I-Samenanlagen zu den v-Schläuchen. Auch deshalb ist der Samenansatz schlechter. Der Anteil an I·I wurde unter Berücksichtigung des Keimprozentes sowie der geschrumpften Samen und des groben Pulvers zu 19,1% errechnet. Sie entstehen also recht

\* OTTO RENNER zum 70. Geburtstag.

häufig. Um so überraschender ist, daß sie wie die v·v in den Selbstungen der v·I so selten sind.

Das wurde wie folgt erklärt: Die v-Schlüche wachsen schneller als die I-Schlüche. Da die Affinität zu den I-Samenanlagen recht hoch ist, befruchten sie in erster Linie diese und nur zögernd die v-Samenanlagen, die dann von den später herunterwachsenden I-Schlüchen aufgesucht werden. Weil die I-Samenanlagen vorzugsweise zuvor schon durch die v-Schlüche belegt wurden, entstehen nur noch wenige I·I. Die geringe Häufigkeit der v·v und I·I wird unter der Annahme verschieden schnellen Wachstums der v- und I-Schlüche und von selektiver Befruchtung verständlich.

Bei den Versuchen mit der *Oe. odorata* ist es mißlich, daß die I·I mit *odorata*-Plastiden nicht lebensfähig sind und ihr Anteil errechnet werden muß. Es lag deshalb nahe, die gleichen Kreuzungen auch mit der v·I *Berteriana*-Plasma und -Plastiden zu machen, denn in diesen mußten ja die I·I auftreten. Eine solche v·I ist, aus der Kreuzung [*Oe. Berteriana* (B·l)  $\times$  *Oe. odorata* (v·I)] l·I  $\times$  v·I stammend, schon lange in Kultur. Mit ihr wurden, ebenfalls 1944, die gleichen Kreuzungen gemacht wie mit der ursprünglichen v·I und diese auch im Jahr 1949 aufgezogen. Durch Vergleich dieser in den gleichen Jahren gemachten und aufgezogenen Parallelkreuzungen war es auch möglich, einen etwaigen Einfluß des *odorata*- bzw. *Berteriana*-Plasmas der v- und I-Eizellen (Embryosäcke) auf die Affinitäten zu erkennen. Tatsächlich hat sich ergeben, daß z. B. die v·v in den Kreuzungen mit der ursprünglichen v·I ♀ häufiger sind als in den Kreuzungen mit der v·I-*Berteriana*-Plasma und -Plastiden ♀. Durch besondere Kreuzungen des Jahres 1949, die 1950 aufgezogen wurden, konnte dann dieser Befund bestätigt werden.

In den B·l  $\times$  v·I-Kreuzungen fehlt die B·v. Es wurde nachgewiesen, daß die B-Samenanlagen von den v-Schlüchen ausgespart und nur durch die I-Schlüche befruchtet werden. Offenbar ziehen die B-Samenanlagen die v-Schlüche nicht an, wohl aber die v-Samenanlagen die B-Schlüche, denn in den v·I  $\times$  B·l-Kreuzungen treten die B·v auf. Es war erwünscht, durch geeignete Kreuzungen mit der v·I *Berteriana*-Plasma ♀ diese Annahme nochmals zu prüfen und diese Kreuzungen mit den entsprechenden mit v·I *odorata*-Plasma ♀ zu vergleichen. Daraüber wird in einem besonderen Abschnitt berichtet.

Zuletzt werden Untersuchungen über den Chemotropismus der Pollenschläuche besprochen.

Bezüglich der Tabellen sei kurz bemerkt, daß wie in früheren Arbeiten die Prozentsätze auf den gesamten Kapselinhalt [große Samen (gr.Sa) + geschrumpfte Samen (geschr.Sa) + grobes Pulver (gr.Pu)<sup>1</sup> + feines Pulver] = 100% bezogen sind. In der Rubrik „Gekeimt“ gibt die Zahl in Klammern an, wie viele von den ausgelegten Samen = 100% gekeimt haben. In der Rubrik „Abweicher“ sind die meist trisomen Mutanten, aber auch die nicht identifizierbaren Keimlinge aufgenommen. Auch bei diesen Versuchen konnte die Auszählung schon bei den jungen Pflanzen in den Töpfen vorgenommen werden. Die Untersuchungen wurden durch den Universitätsbund Erlangen gefördert; dafür sei auch an dieser Stelle herzlich gedankt.

<sup>1</sup> Die gleichen Abkürzungen sind auch im Text verwendet.

**I. Die Versuche mit der *Oe. odorata* (v. I) mit *Berteriana*-Plasma und -Plastiden.**

*1. Die Freibestäubungen und Selbstungen* (Tabelle 1).

Tabelle 1.

	Ausg. Kapseln	gr. Sa %	geschr. Sa %	gr. Pu %	gr. Sa %	geschr. Sa %	gr. Pu %	Gekeimt %	v. I %	v. v %	I · I %	Abw. %	Sa %	Aus- fall %
I frei . .	8	55,7	1,7	0,6	64,6	0,6	0,4	53,1 (82,2)	34,7	0,9	11,3	0,9	47,8	5,3
I selbst.	8	51,8	0,4	0,4	55,3	—	0,4	42,8 (77,9)	32,0	1,3	4,9	—	38,2	4,6
I × v · I	8	46,9	0,7	0,3	58,4	0,4	0,2	50,4 (87,0)	33,2	2,4	11,9	—	47,5	2,9
I frei . .	15	50,9	0,6	1,9	58,4	0,4	1,8	56,7 (97,3)	43,4	5,0	5,9	0,2	54,5	2,2
					58,2	0,3	0,7	56,3 (96,7)	37,4	7,5	9,2	0,5	54,6	1,7
					55,4	2,2	1,6	53,6 (96,7)	37,6	7,0	6,5	—	51,1	2,5
			i. D.	57,3	1,0	1,4	55,5 (96,9)	39,5	6,5	7,2	0,2	53,4	2,1	
I × l · II	5	45,0	—	0,2	56,3	—	—	53,6 (95,4)	26,7	23,7	—	Abw.	51,8	1,8
					48,0	0,2	0,4	46,2 (97,7)	20,6	24,3	—	0,4	45,3	0,9
					46,3	—	0,2	40,6 (88,2)	19,0	20,1	—	0,2	39,3	1,3
			i. D.	50,2	0,1	0,2	46,8 (93,8)	22,1	22,7	—	0,7	45,5	1,3	
I × hsc · hsc	5	20,2	—	—	26,3	—	—	25,1 (96,0)	7,2	16,8	—	Abw.	25,1	—
					24,4	—	—	24,0 (98,3)	9,5	13,9	—	—	23,4	0,6
					19,1	0,2	—	17,6 (94,5)	4,1	13,1	—	0,2	17,4	0,2
			i. D.	23,3	0,1	—	22,2 (96,3)	6,9	14,6	—	0,4	21,9	0,3	
I × ha · ha	5	19,4	—	—	30,5	—	—	28,6 (95,6)	11,3	17,1	—	Abw.	28,4	0,2
					24,2	0,2	0,2	24,0 (99,1)	6,1	17,0	—	—	23,1	0,9
					19,4	—	—	19,4 (100,0)	5,8	13,6	—	—	19,4	—
			i. D.	24,7	0,1	0,1	24,0 (98,2)	7,7	15,9	—	—	23,6	0,4	
I × hl · hl	5	2,2	0,2	0,1	3,0	0,2	—	1,8 (98,3)	0,4	1,4	—	Abw.	1,8	—
					2,6	—	—	2,2 (100,0)	0,2	1,8	—	—	2,0	0,2
			i. D.	2,8	0,1	—	2,0 (99,2)	0,3	1,6	—	—	1,9	0,1	

Bei 8 Freibestäubungen mit dem besten Samenansatz wurden 64,6—49,6%, im Durchschnitt (i.D.) 55,7%, gr.Sa gezählt. Obwohl noch nicht bekannt ist, wieviele Samenanlagen steril sind, die dann wie die unbefruchteten zu feinem Pulver werden, dürften nicht allzu viele fertile Samenanlagen unbefruchtet geblieben sein. Die geschr.Sa 0,0—4,4% i.D., 1,7%, und das gr.Pu 0,2—0,9%, i.D. 0,6%, sind so selten wie sonst.

Bei 8 Selbstungen waren es 55,3—48,8%, i.D. 51,8%, gr.Sa, also etwas weniger als zuvor; doch ist der Unterschied nicht groß. Die geschr.Sa mit 0,0—1,4%, i.D. 0,4%, und das gr.Pu mit 0,0—1,1%, i.D. 0,4%, waren spärlicher als zuvor.

Bei 8 v · I × v · I-Kreuzungen wurden 58,4—37,5%, i.D. 46,9%, gr. Sa gezählt. Durch das Kreuzen wird der Samenansatz schlechter. Das hatten auch die Untersuchungen mit der *Oe. Berteriana* ergeben. Geschrumpfte Samen waren es 0,0 bis 2,8%, i.D. 0,7%, gr.Pu 0,0—1,0%, i.D. 0,3%.

Die Samen jeweils der Kapsel mit den meisten gr.Sa wurden ausgelegt. Sie keimten zu 77,9—87,0%. Wieviel von den ungekeimten Samen taub waren, ist nicht

bekannt. Die Keimung erstreckte sich über lange Zeit, und es konnte wegen des Pilz- und Bakterienbefalls nicht mehr festgestellt werden, welche Samen wirklich leer waren. Da die Homozygoten  $v \cdot v$  und auch  $I \cdot I$  hier lebensfähig sind, waren taube Samen nicht zu erwarten. Aber diese finden sich immer, auch in solchen Kreuzungen, bei denen Embryonen nicht abzusterben bräuchten. Die  $v \cdot I$  waren in den 3 Aufzuchten mit 32,0—34,7% etwa gleich häufig. Größer sind die Unterschiede bei den  $v \cdot v$ , die aber mit 0,9—2,4% auffallend selten sind.  $I \cdot I$  wurden 4,9, 11,3 und 11,9% gezählt, also sehr viele. In der Kreuzung  $v \cdot I \times v \cdot I$  mit 47,5% ausgezählten Pflanzen waren es 11,9%  $I \cdot I$ , gerade ein Viertel. Auch bei  $v \cdot I$  frei war der Anteil an  $I \cdot I$  ebenso groß, denn unter den 5,3% ausgefallenen Pflanzen werden sicher  $I \cdot I$  gewesen sein, die in den ersten Wochen nach der Keimung recht anfällig sind. So viel  $I \cdot I$  müßten aber auftreten, sofern die verschiedenen möglichen Kombinationen der  $v$ - und  $I$ -Gameten gleich wahrscheinlich sind. Aber anstatt 11,9%  $v \cdot v$  wurden nur 0,9 und 2,4%  $v \cdot v$  gezählt, also viel zu wenig. Dafür sind es zuviel  $v \cdot I$ , die doch nur die Hälfte der ausgezählten Pflanzen, also um 23%, ausmachen dürften. Leider war die Keimung nicht sehr gut, vielleicht weil die Samen von 1944 erst 1949 ausgelegt werden konnten. Wir wissen aber nicht, wieviel von den  $v \cdot v$ ,  $I \cdot I$  und  $v \cdot I$  in den ungekeimten Samen zu suchen sind und in welcher Häufigkeit sie wirklich entstanden sind.

1950 wurden noch einmal 3 Freibestäubungen des Jahres 1949, die zu durchschnittlich 50,9% angesetzt hatten, aufgezogen; jetzt keimten die Samen sehr gut. Es ist bemerkenswert, daß die  $v \cdot I$ , besonders aber  $v \cdot v$ , erheblich zugenommen haben, die demnach bei den früheren Aufzuchten zu einem guten Teil in den ungekeimten Samen steckten. Aber wieder sind die  $v \cdot v$  mit 6,5% viel zu wenig häufig. Auffallenderweise sind es jetzt auch nur 7,2%  $I \cdot I$ , also viel weniger als bei den Aufzuchten von 1949. Da der Ausfall nicht groß ist, können wir mit Sicherheit behaupten, daß die  $v \cdot v$  und  $I \cdot I$  weniger häufig entstanden sind als die  $v \cdot I$ , so wie das auch in einer Aufzucht des Jahres 1949, nämlich  $v \cdot I$  selbst, wohl der Fall ist. Darüber hinaus können wir wieder feststellen, daß die gleichen Selbstungen und Kreuzungen, in verschiedenen Jahren gemacht und aufgezogen, ganz verschieden ausfallen können und deshalb nicht ohne weiteres vergleichbar sind. Dadurch werden aber die Untersuchungen recht erschwert.

## 2. Die Kreuzungen der $v \cdot I$ mit den Homozygoten und der halbheterogamen $l \cdot II$ (Tabelle 1).

Für die Nachbestäubung bei den unten zu besprechenden Kreuzungen wurde der Pollen der Homozygoten *Oe. argentina* (*ha*·*ha*), *Oe. scabra* (*hsc*·*hsc*), *Oe. longiflora* (*hl*·*hl*) sowie der halbheterogamen  $l \cdot II$  (ungetupft) verwendet. Bei dieser wird durch den Pollen nur der Komplex  $l$  übertragen.

a) Am besten setzten die  $v \cdot I \times l \cdot II$ -Kreuzungen an. Von diesen wurden 8 Kapseln ausgezählt. Der Samenansatz war recht verschieden; bei der 6. bis 8. Kapsel wurden nur 25,1—11,3% gr. Sa gezählt, sonst zwischen 56,3—33,0%, i.D. 45,0%, also etwa so viel wie bei den  $v \cdot I \times v \cdot I$ -Kreuzungen. Geschr. Sa fehlten; das gr. Pu war mit 0,2% sehr spärlich.

Die Samen der 3 ersten Kapseln mit 56,3—46,3%, i.D. 50,2%, keimten bis auf die der Kapsel 3 gut. Wieviel es in den einzelnen Kreuzungen  $l \cdot v$  und  $l \cdot I$ , die, hier mit *Berteriana*-Plastiden, lebensfähig sind, waren, ist aus der Tabelle 1 zu entnehmen. Auf durchschnittlich 22,1%  $l \cdot v$  kommen 22,7%  $l \cdot I$ . Durch die

schlechtere Keimung bei der 3. Aufzucht werden infolge des ungewöhnlich guten Samenansatzes bei der Kapsel 1 die gegenüber sonst wohl etwas zu hohen Werte für die *l*·*v* und *l*·*I* ausgeglichen. Die Affinität von *v* zu *l* wäre demnach **22,1**, die von *I* zu *l* **22,7**<sup>1</sup>; die *v*- und *I*-Samenanlagen ziehen also die *l*-Schläuche gleich gut an. Auch aus diesem Grund eignet sich die *l*·*II* besonders gut für die Nachbestäubungen.

b) Bei den *v*·*I* × *hsc*·*hsc*-Kreuzungen war der Samenansatz viel schlechter. Haben wir bei der 1. Kapsel 26,3% gr.Sa, so sind es bei der 5. 14,1% gr.Sa, bei der 8. nur noch 8,9%; dann sinken die Werte bis auf 0,4% bei der 11. Kapsel ab. Warum die Kreuzungen, zum Teil vom gleichen Tag, so verschieden ansetzen, ist nicht zu verstehen. Bei den ersten 5 Kapseln haben wir i.D. 20,2% gr.Sa. Sicher ist, daß in jedem Fall von den etwa 60% fertilen Samenanlagen viele unbefruchtet geblieben sind. Auffallenderweise fehlen die geschr.Sa und das gr.Pu fast ganz.

Die Samen der ersten 3 Kapseln mit 23,3% gr.Sa i.D. keimten zu 96,3%, also sehr gut. Gezählt wurden **6,9**% *v*·*hsc* und **14,6**% *I*·*hsc* i.D. Die Affinität *v*·*hsc* ist kleiner als *I*·*hsc*, oder anders ausgedrückt, die *v*-Samenanlagen ziehen die *hsc*-Schläuche schlechter an als die *I*-Samenanlagen, bzw. die *hsc*-Schläuche reagieren auf die von den *v*-Samenanlagen ausgeschiedenen Stoffe schlechter als auf die der *I*-Samenanlagen.

c) Bei den *v*·*I* × *ha*·*ha*-Kreuzungen wurden bei der besten Kapsel 30,5% gr.Sa gezählt, bei der 2. und 3. Kapsel aber nur noch 24,2 und 19,4%. Bis zur 8. Kapsel liegen dann die Werte unter denen der *v*·*I* × *hsc*·*hsc*-Kreuzungen. Bei 3 weiteren war der Samenansatz ganz schlecht. Wir haben die gleichen großen Schwankungen wie bei den Kreuzungen zuvor. Bei der Deutung der Befunde der Kreuzungen mit Nachbestäubungen ist das stets zu berücksichtigen. Bei den ersten 3 Kapseln waren es 24,7% gr.Sa i.D. Geschr.Sa und gr.Pu sind so selten wie zuvor.

Die Samen keimten besonders gut. In den 3 Aufzuchten wurden bei geringen Ausfällen i.D. **7,7**% *v*·*ha* und **15,9**% *I*·*ha* gezählt. Die Affinität *v*·*ha* ist kleiner als *I*·*ha*. Beide sind etwa so, wie sie aus den *v*·*I* × *hsc*·*hsc*-Kreuzungen ermittelt wurden.

d) Die *v*·*I* × *hl*·*hl*-Kreuzungen setzten besonders schlecht an. Bei den ersten 5 Kapseln waren es nur 3,0—1,3%, i.D. 2,2% gr.Sa. Geschr.Sa. und gr.Pu traten nur vereinzelt auf. Die Keimung der Samen für die beiden Aufzuchten war sehr gut. Wenn die in Rubrik „Gekeimt“ angegebenen Prozentsätze kleiner sind, als sie demnach sein sollten, so kommt das hier wie auch sonst daher, daß einige Samen nach dem Auszählen der Kapseln verloren gingen. Das läßt sich bei aller Sorgfalt nicht immer vermeiden. Gemäß der Auszählung der beiden Aufzuchten ist die Affinität *v*·*hl* nur **0,3**, also kleiner als *I*·*hl* = **1,6**. Jedenfalls eignet sich die *hl*·*hl* schlecht für Nachbestäubungen; das wurde auch sonst gefunden.

### 3. Die Kreuzungen der *v*·*I* mit Typ A und die Nachbestäubungen mit den Homozygoten und der *l*·*II* (Tabelle 2).

a) *v*·*I* × Typ A. Die *v*·*I* *Berteriana*-Plasma wurde mit der trisomen Mutante Typ A gekreuzt. Diese stammt von der ursprünglichen *Oe. odorata*, hat also *odorata*-Plasma und -Plastiden. Durch den Pollen wird nur der Komplex *v* übertragen.

<sup>1</sup> Die fettgedruckten Affinitätswerte sind in die Tabelle 5, S. 326, eingetragen.

	Ausg. Kapseln	gr. Sa %	geschr. Sa %	gr. Pu %	gr. Sa %	geschr. Sa %	gr. Pu %
v·I × Typ A (v) . . .	6	22,8	—	—	30,4 29,9 24,5 i. D.	— — 0,2 28,3	0,2 — — 0,1
v·I × Typ A × hl·hl .	6	13,4	—	0,1	18,1 14,7 13,7 i. D.	— 0,2 — 15,5	— — 0,2 0,1
v·I × Typ A × l·II. .	6	43,7	0,5	0,1	49,8 47,2 45,9 i. D.	0,2 — 2,3 47,6	0,2 — — 0,1
v·I × Typ A × hsc·hsc	5	26,3	—	0,1	(32,6 29,9 27,2 i. D.	0,2 — — 28,5	— — — —
v·I × Typ A × ha·ha	6	25,5	0,1	0,1	36,8 34,6 30,2 i. D.	— 0,2 — 33,9	0,2 — 0,2 0,1

In den Aufzuchten konnten demzufolge nur v·v und I·v auftreten, die Eizellsorte jeweils zuerst geschrieben. Auf diese Weise mußte sich ermitteln lassen, wie groß die Affinitäten v·v und I·v sind.

Die 11 Kreuzungen setzten wieder recht unterschiedlich an. Die Werte für die großen Samen sanken von 30,4 und 29,9% bei den beiden besten Kapseln, auf 24,5% bei der 3. und dann gleichmäßig auf 15,6 bei der 6. Kapsel ab. Die restlichen 5 Kapseln hatten nur noch 9,6—3,4% gr.Sa. Man muß also damit rechnen, daß die Vorbestäubung mit Pollen des Typ A nicht ausreicht, zumal nur 2 Narbenschenkel damit belegt werden. Für die ersten 6 Kapseln haben wir i.D. 22,8% gr.Sa. Der Samenansatz ist also viel schlechter als bei den v·I × v·I-Kreuzungen mit 46,9% gr.Sa. Geschr.Sa und gr.Pu fehlen fast ganz.

Die Samen für die 3 Aufzuchten keimten zu 87,8% i.D., also so wie die der v·I × v·I-Kreuzungen. Während es in den 3 Kreuzungen ungefähr gleich viel v·I sind, sind die v·v recht verschieden häufig. Ein Zusammenhang mit der Keimung ist nicht zu erkennen, denn in der 3. Aufzucht mit der besten Keimung waren es am wenigsten v·v. Durchschnittlich kommen auf 18,9% v·I 2,9% v·v. Es sind also 6,5 mal mehr v·I als v·v. Wieviel v·v in den ungekeimten Samen steckten, ob die ausgefallenen Keimlinge vorzugsweise v·v waren, läßt sich nicht abschätzen. Aber selbst wenn der ganze Ausfall (1,6%) und die 3,4% nicht gekeimten Samen den v·v zugerechnet werden, kommen wir auf nur 7,9% v·v. Dabei ist der Wert sicher zu hoch, denn in den nicht gekeimten Samen steckt auch ein gut Teil v·I; auch sind sicher v·I-Keimlinge ausgefallen. So läßt sich

belle 2.

Gekeimt %	v·v %	I·v %			Abw. %	Sa %	Ausfall %
25,9 (89,0)	5,1	18,3			0,2	23,6	2,3
23,8 (82,9)	2,6	19,3			0,7	22,6	1,2
21,9 (91,5)	1,1	19,0			0,5	20,6	1,3
23,9 (87,8)	2,9	18,9			0,5	22,3	1,6
	v·v	I·v	v·hl	I·hl	Abw.		
16,1 (91,4)	0,6	14,5	—	—	0,4	15,5	0,6
10,6 (77,3)	—	8,8	0,6	0,6	—	10,0	0,6
12,4 (91,6)	1,6	8,4	0,2	0,7	1,1	12,0	0,4
13,0 (86,8)	0,7	10,6	0,3	0,4	0,5	12,5	0,5
	v·v	I·v	v·l	I·l	Abw.		
48,7 (97,9)	0,2	7,1	21,8	15,9	0,8	45,8	2,9
44,7 (95,4)	0,6	8,8	15,5	14,4	3,1	42,4	2,3
41,3 (90,4)	—	5,3	18,8	15,4	0,4	39,9	1,4
44,9 (94,6)	0,3	7,1	18,7	15,2	1,4	42,7	2,2
	v·v	I·v	v·hsc	I·hsc	Abw.		
18,7 (60,0)	—	5,1	4,1	7,5	—	16,7	2,0
26,8 (90,8)	1,9	16,4	1,3	5,4	0,9	25,9	0,9
24,5 (92,4)	0,2	8,1	5,0	8,5	1,8	23,6	0,9
25,6 (91,6)	1,0	12,2	3,1	6,9	1,3	24,7	0,9
	v·v	I·v	v·ha	I·ha	Abw.		
33,4 (91,7)	4,5	14,1	6,2	6,7	0,4	31,9	1,5
31,3 (91,5)	1,1	10,2	6,8	11,4	0,7	30,2	1,1
26,9 (89,1)	0,8	8,0	4,9	12,0	0,6	26,3	0,6
30,5 (90,8)	2,1	10,8	6,0	10,0	0,6	29,5	1,0

leider hier wie auch sonst nicht bestimmen, wieviel v·v und v·I wirklich entstanden sind. Deshalb bleibt nichts anderes übrig, als die für die v·v und v·I durch Auszählen gefundenen Prozentsätze als Maß für die Affinitäten zu nehmen, also für v·v **2,9**, I·v **18,9**.

Bei den jetzt zu besprechenden Kreuzungen wurden 2 Narbenschenkel der kastrierten Blüten der v·I mit Pollen des Typ A und geraume Zeit später (18 bis 26 Std) die anderen beiden mit dem Pollen einer der Homozygoten bzw. der l·II bestäubt. Die Auszählung der Kreuzungen mußte dann ergeben, wieviel v- und I-Samenanlagen durch die v-Schläuche der Vorbestäubung, wieviele von diesen durch die Schläuche aus der Nachbestäubung befruchtet wurden.

b) v·I  $\times$  Typ A  $\times$  hl·hl. Die 11 Kreuzungen setzten mit 18,1 — nur 2,2% gr.Sa — durchweg schlechter an als die v·I  $\times$  Typ A-Kreuzungen. Bei den Kapseln 1—6 mit 18,1—10,0% haben wir i.D. 13,4% gr.Sa gegenüber 30,4 bis 15,6%, i.D. 22,8%, gr.Sa bei den v·I  $\times$  Typ A-Kreuzungen. Daraus müssen wir schließen, daß die Vorbestäubung von 2 Schenkeln mit dem schlecht keimenden Pollen des Typ A nicht ausreicht, denn andernfalls hätte der Samenansatz doch mindestens so sein müssen wie bei den v·I  $\times$  Typ A-Kreuzungen. Dieser Umstand wie auch die starken Schwankungen bei diesen Kreuzungen müssen bei der Auswertung der Nachbestäubungskreuzungen ganz allgemein berücksichtigt werden. Deshalb sind die v·I  $\times$  Typ A  $\times$  hl·hl-Kreuzungen auch zuerst besprochen worden.

Die Samen keimten bis auf die für die 2. Aufzucht so wie sonst. Aus der Vorbestäubung stammen die 0,7% *v·v* und 10,6% *v·I* oder, wenn wir nur den Durchschnitt der 1. und 3. Kreuzung nehmen, die 1,1% *v·v* und 11,5% *v·I*. In jedem Fall sind es weniger *v·I* als in den *v·I* × Typ A-Kreuzungen. Zu wenig *v*-Schläuche sind heruntergewachsen. Auffallenderweise haben die *v·v* stärker abgenommen. Hatten wir bei den *v·I* × Typ A-Kreuzungen das Verhältnis *v·v* : *v·I* = 1 : 6,5, so jetzt 1 : 10,5. Demnach sieht es ganz so aus, als wenn die *v*-Schläuche erst einmal die *I*-Samenanlagen befruchteten würden und nur zögernd die *v*-Samenanlagen, zu denen sie eine geringere Affinität haben. Reichen die *v*-Schläuche nicht aus, um die *I*- und *v*-Samenanlagen bis zu den durch die Affinitäten bestimmten Höchstbeträgen zu befruchten, so werden demzufolge die *v·v* stärker abnehmen als die *v·I*. Das kann übrigens auch aus den *v·I* × Typ A-Kreuzungen entnommen werden. Bei diesen sind es immer weniger *v·v*, je schlechter der Samenansatz ist. Diese Deutung konnte, um es vorwegzunehmen, durch eigens angestellte Versuche bestätigt werden (s. Abschnitt III). Sofern mit einem anderen Pollen nachbestäubt wird, werden die *v*-Schläuche bezüglich der Befruchtung der *v*-Samenanlagen in der Konkurrenz mit den Schläuchen aus der Nachbestäubung schlechter abschneiden. Von diesen werden verhältnismäßig mehr *v*- als *I*-Samenanlagen noch befruchtet werden können, da von den letzteren viel mehr zuvor durch die *v*-Schläuche befruchtet wurden. Deshalb sind auch noch 0,3% *v·hl* gezählt worden, also so viel wie in den *v·I* × *hl·hl*-Kreuzungen und nur 0,4% *I·hl*. Wenn diese überhaupt auftraten, obwohl die Affinität *I·hl* sehr gering ist, so müssen *hl*-Schläuche die *v*-Schläuche noch überholt haben; demnach müssen sie schneller wachsen. Dies konnte in anderen Versuchen, über die noch zu berichten sein wird, bestätigt werden.

c) *v·I* × Typ A × *l·II*. Diese Kreuzungen setzten gut an. Bei den Kapseln 1—6 waren es 49,8—38,8%, i.D. 43,7%, gr.Sa; bei den *v·I* × *l·II*-Kreuzungen wurden 45,0%, also nur wenig mehr, gezählt. Von Kapsel 7—9 waren es nur noch 29,2—17,1% gr.Sa. Sie blieben außer Betracht. Die Keimung war gut. In den 3 Aufzuchten wurden nur 0,3% *v·v* i.D. gezählt, die in einer Aufzucht ganz fehlen, aber 7,1% *v·I*, beide aus der Vorbestäubung. Aus der Nachbestäubung stammen die 18,7% *l·v* und 15,2% *l·I*. Die *v·v* sind noch weniger häufig als in den Kreuzungen zuvor. Haben wir dort das Verhältnis *v·v* : *v·I* = 1 : 10,5, so jetzt 1 : 23,7, offenbar, weil weniger *v*-Schläuche und diese fast ausschließlich die *I*-Samenanlagen befruchten, denn es wurden doch noch 7,1% *v·I* gezählt. Wenn es weniger sind als in den *v·I* × Typ A × *hl·hl*-Kreuzungen, so könnte man daraus folgern, daß die *l*-Schläuche die *v*-Schläuche doch noch zum Teil überholt haben. Aber im Hinblick auf die großen Schwankungen bei den *v·I* × Typ A-Kreuzungen ist eine solche Annahme zunächst nicht recht überzeugend. Insgesamt wurden 19,0% *v*-Eizellen befruchtet (0,3% *v·v* + 18,7% *l·v*), also etwas weniger als der Affinität *v·l* = 22,1 entspricht; vielleicht sind unter den nicht gekeimten Samen verhältnismäßig mehr solche mit *v·v*-Embryonen oder aber die *v*-Samenanlagen der alternden Blüten ziehen die *l*-Schläuche nicht mehr so gut an. Von den *I*-Eizellen wurden 22,3% befruchtet (7,1% *v·I* + 15,2% *l·I*), also so viel wie bei den *v·I* × *l·II*-Kreuzungen mit 22,7% *l·I*. Es können eben insgesamt nicht mehr *I*-Samenanlagen befruchtet werden, als der höchsten

Affinität dieser zu den beiden Pollenschlauchsorten, in diesem Fall I-l, entspricht. Dies konnte immer wieder festgestellt werden.

d)  $v \cdot I \times \text{Typ A} \times hsc \cdot hsc$ . Die 8 Kreuzungen setzten recht unterschiedlich an. Die Kapseln 1—5 enthielten 32,6—19,6%, i.D. 26,3%, gr.Sa. Bei den letzten 3 Kapseln waren es nur noch 11,1—6,6%. Sie bleiben außer Betracht, ebenso die erste Aufzucht, da die Samen dafür aus unbekannten Gründen zu nur 60% keimten. Bei den beiden andern mit 28,5% gr.Sa i.D. war das Keimprozent 91,6%. Die v·v und v·I waren recht verschieden häufig, aber beide Male sind es viel mehr v·I als v·v. Im Durchschnitt kommen auf 1,0% v·v 12,2% v·I. Das deutet wieder auf eine bevorzugte Befruchtung der I-Samenanlagen durch die v-Schläuche hin. Mit 3,1% waren die v·hsc nicht häufig. Das ist verständlich. Die Affinität v-hsc beträgt nur 6,9, die von v·v 2,9. Insgesamt sind 4,1% v-Samenanlagen befruchtet worden ( $1,0\% v \cdot v + 3,1\% v \cdot hsc$ ), also nicht ganz so viel, als es der Affinität v-hsc entsprechend hätten sein können, vielleicht weil die alternden v-Samenanlagen die hsc-Schläuche nicht so gut anziehen. Die 2. Bestäubung erfolgte erst 24—26 Std später.

Insgesamt sind 19,1% I-Samenanlagen befruchtet worden (12,2% v·I + 6,9% I·hsc), also mehr, als der Affinität I-hsc entspricht, die zu 14,6 ermittelt wurde, aber so viel wie in den v·I  $\times$  Typ A-Kreuzungen mit 18,9% v·I. Wenn die v-Schläuche aus der Vorbestäubung, die insgesamt 13,2% Samenanlagen befruchteten (Sa v·v + v·I), durch die hsc-Schläuche nicht überholt wurden, so hätten nur noch  $14,6 - 12,2 = 2,4\%$  I·hsc auftreten können. Wenn 6,9% I·hsc gezählt wurden, so müssen doch die hsc-Schläuche aus der Nachbestäubung zum Teil noch die langsamer wachsenden v-Schläuche überholt haben. Insgesamt wurden aber nicht mehr I-Samenanlagen befruchtet, als der höchsten Affinität, nämlich I-v = 18,9, entspricht.

Wenn in den v·I  $\times$  Typ A  $\times$  l-II-Kreuzungen die v·v und v·I weniger häufig sind, so könnte man daraus schließen, daß die l-Schläuche noch schneller wachsen als die hsc-Schläuche und deshalb die v-Schläuche aus der Vorbestäubung stärker überholt. Diese Deutung wird durch die Ergebnisse der entsprechenden Kreuzungen mit der B·l ♀ nahegelegt. Aber es wurde ja oben schon darauf hingewiesen, daß sie im Hinblick auf den geringen Samenansatz bei den v·I  $\times$  Typ A  $\times$  hl·hl-Kreuzungen wie die starken Schwankungen bei den v·I  $\times$  Typ A-Kreuzungen nicht völlig gesichert ist.

e)  $v \cdot I \times \text{Typ A} \times ha \cdot ha$ . Bei 6 Kreuzungen wurden 36,8—16,8%, i.D. 25,5%, gr.Sa gezählt. Bei 2 weiteren waren es nur noch 10,2 und 9,6%; sie blieben unberücksichtigt. Die Samen der 3 besten Kapseln keimten zu durchschnittlich 90,8%. Bei der 1. Aufzucht wurden 4,5% v·v und 14,1% v·I, aus der Vorbestäubung stammend, gezählt. Insgesamt haben also 18,6% v-Schläuche befruchtet; das ist fast so viel wie in den v·I  $\times$  Typ A-Kreuzungen. Es könnten also alle v-Schläuche, die 26 Std Vorsprung hatten, Zeit genug gehabt haben, die v- und I-Samenanlagen zu befruchten. Von den hintendrein kommenden ha-Schläuchen wurden dann noch 6,2% v-Samenanlagen befruchtet. So viele v·ha wurden gezählt. Insgesamt wurden also 10,7% v-Samenanlagen befruchtet ( $4,5\% v \cdot v + 6,2\% v \cdot ha$ ), also mehr als der Affinität v-ha = 7,7 entspricht. Aber diese wurde als Durchschnittswert aus drei v·I  $\times$  ha-Kreuzungen ermittelt.

Ta-

	Ausg. Kapseln	gr. Sa %	geschr. Sa %	gr. Pu %	gr. Sa %	geschr. Sa %	gr. Pu %
v·I×I·I . . . . .	6	36,0	1,5	1,0	55,7 (45,5 42,4	1,4 1,2 1,4	0,8 0,4 0,8
				i. D.	49,0	1,4	0,4
v·I×I·I×hl·hl . .	5	25,1	0,9	0,7	37,8 31,2 25,9	1,5 1,1 0,7	0,4 0,6 0,7
				i. D.	31,6	1,1	0,6
v·I×I·I×l·II . . .	5	42,4	0,6	0,4	48,7 48,4 45,4	0,5 1,7	0,1 0,1 0,1
				i. D.	47,5	0,7	0,1
v·I×I·I×hsc·hsc .	5	28,0	0,1	0,1	42,8 (32,3 25,8	0,9 0,4 0,6	— 0,2 1,9
				i. D.	34,3	0,7	0,9
v·I×I·I×ha·ha . .	5	40,3	0,7	0,4	47,9 44,8 44,6	1,1 0,3 0,8	0,8 0,1 0,8
				i. D.	45,8	0,7	0,6

In der mit dem besten Samenansatz waren es 11,3% v·ha (s. Tabelle 1). Demzufolge können wohl noch 6,2% v·ha in einer Nachbestäubungskreuzung auftreten. Aus der Nachbestäubung stammen die 6,7% I·ha. Insgesamt sind also 20,8% I-Samenanlagen befruchtet worden (14,1% v·I + 6,7% I·ha). Nun ist immer wieder festgestellt worden, daß die Schläuche aus der Nachbestäubung nur eine der Differenz ihrer Affinität zu den I-Samenanlagen weniger der Zahl der bereits befruchteten Samenanlagen entsprechende Anzahl noch befruchten können. Da die Affinität I·ha = 15,9 ist, aber bereits 14,1% I-Samenanlagen durch die v-Schläuche befruchtet wurden, konnten die ha-Schläuche höchstens noch  $15,9 - 14,1 = 1,8\%$  I-Samenanlagen befruchten. Da aber in einer v·I × ha·ha-Kreuzungen 17,1% I·ha gezählt wurden, könnten es auch noch  $17,1 - 14,1 = 3,0\%$  I-Samenanlagen sein. Gezählt wurden aber 6,7% I·ha, also um 3,7% zuviel. Möglicherweise haben die ha-Schläuche doch noch die v-Schläuche überholt und konnten dementsprechend mehr v-Samenanlagen befruchten. Für die anderen beiden Kreuzungen gilt das gleiche.

Durchschnittlich wurden 8,1% v-Samenanlagen befruchtet (Sa v·v + v·ha), also wenig mehr, als der Affinität v·ha entspricht. Auffallenderweise sind aber in den 3 Kreuzungen durchschnittlich 20,8% I-Samenanlagen befruchtet worden (Sa v·I + I·ha), also mehr, als es hätten sein dürfen; die höchste Affinität, nämlich die von I-v, ist nur 18,9. Vielleicht ziehen die I-Samenanlagen in überalterten Blüten infolge Anreicherung des chemotropisch wirksamen Stoffes die ha-Schläuche besser an. Bei den anderen Nachbestäubungskreuzungen ist das

Tabelle 3.

Gekeimt %	v · I %	I · I %			Abw. %	Sa %	Ausfall %
47,5 (85,3)	21,8	21,5			1,2	44,5	3,0
27,5 (62,9)	12,9	11,3			0,6	24,8	2,7
37,7 (89,9)	16,8	19,9			—	36,7	1,0
42,6 (87,5)	19,3	20,7			0,6	40,6	2,0
	v · I	I · I	v · hl	I · hl	Abw.		
30,2 (79,7)	13,2	15,5	—	—	0,4	29,1	1,4
26,8 (88,1)	9,1	16,6	—	—	—	25,7	1,1
23,6 (91,7)	8,0	14,9	—	—	—	22,9	0,7
26,9 (86,5)	10,1	15,7	—	—	0,1	25,9	1,0
	v · I	I · I	v · l	I · l	Abw.		
43,1 (90,4)	23,1	17,7	0,1	—	0,5	41,4	1,7
42,2 (88,3)	19,5	19,1	1,3	0,3	0,8	41,0	1,2
41,7 (92,1)	14,7	25,9	—	—	0,1	40,7	1,0
42,3 (90,3)	19,1	20,9	0,5	0,1	0,5	41,1	1,2
	v · I	I · I	v · hsc	I · hsc	Abw.		
38,5 (91,6)	15,2	20,2	—	—	0,7	36,1	2,4
14,3 (44,2)	5,9	0,4	0,9	1,1	0,9	9,2	5,1
22,7 (87,8)	7,7	12,3	—	0,2	—	20,2	2,5
30,6 (89,7)	11,4	16,3	—	0,1	0,3	28,1	2,5
	v · I	I · I	v · ha	I · ha	Abw.		
36,7 (77,4)	14,3	15,2	0,4	0,2	1,3	31,4	5,3
39,3 (88,4)	14,8	19,7	0,1	0,8	0,8	36,2	3,1
38,1 (88,3)	17,3	16,8	0,8	1,4	0,4	36,7	1,4
38,0 (84,7)	15,5	17,2	0,4	0,8	0,8	34,7	3,3

auffallenderweise nicht der Fall, höchstens bei der 2. Aufzucht der v · I × Typ A × hsc · hsc · Kreuzungen mit 21,8% befruchteter I-Eizellen. Demnach ist es aber zunächst doch fraglich, ob die ha-Schläuche die v-Schläuche überholt haben.

Die oben besprochenen Kreuzungen haben ergeben, daß die v · v entstehen, doch nicht gerade häufig; die Affinität v · v ist nur gering. Weiterhin konnten wir schließen, daß die v-Schläuche erst einmal die I-Samenanlagen befruchten, zu denen sie eine größere Affinität haben und nur zögernd die v-Samenanlagen. Bei spärlicher Bestäubung verschiebt sich deshalb das Verhältnis der v · v zu den v · I immer mehr zugunsten der v · I. Wahrscheinlich können die hl-, l- und hsc-Schläuche aus der Nachbestäubung die v-Schläuche der Vorbestäubung teilweise noch überholen.

#### 4. Die Kreuzungen der v · I mit I · I und die Nachbestäubungen mit den Homozygoten und der l · II (Tabelle 3).

Die I · I ist eine Homozygote mit dem I-Komplex der *Oe. odorata*. Sie ist nur mit *Berteriana*-Plastiden lebensfähig.

a) v · I × I · I. Diese Kreuzungen setzten recht unterschiedlich an. Bei der Kapsel 1 haben wir 55,7% gr.Sa, bei der 4. schon nur noch 25,2%, bei der 6. 22,9%. Im Durchschnitt haben wir für diese 36,0% gr.Sa. Wie bei allen Kreuzungen mit I · I haben die geschr.Sa und das gr.Pu zugenommen. Bei den Kapseln 7—12 liegen die Werte zwischen 18,6 und nur 5,5% gr.Sa. Sie bleiben unberücksichtigt. Es kann nicht gesagt werden, warum die Kreuzungen so verschieden ausfallen.

Jedenfalls muß man damit rechnen, daß die Vorbestäubungen mit den I·I sich nicht gut auswirken. Die Samen der Kapseln 1 und 3 keimten zu durchschnittlich 87,5%, die der Kapsel 2 zu nur 62,9%. Deshalb wurden die Durchschnittswerte nur für die beiden anderen Aufzuchten berechnet. Gezählt wurden **19,3%** v·I und 20,7% I·I. Das sind die Affinitäten v-I und I-I (s. aber unter c).

b)  $v \cdot I \times I \cdot I \times hl \cdot hl$ . Bei den 10 Kreuzungen, bei denen wie den folgenden 2 Narbenschenkel mit dem Pollen der I·I vorbestäubt wurden, fallen die Werte für die großen Samen von 37,8% auf nur 12,7% bei der 5. Kapsel und gar 1,6% bei der 10. ab. Für die Kapseln 1—5 haben wir durchschnittlich 25,1% gr.Sa. Da weder v·hl noch I·hl aufgetreten sind, sondern nur 10,1% v·I und 15,7% I·I, so hat die Vorbestäubung nicht ausgereicht. Es sind zu wenig I-Schläuche heruntergewachsen, um die v- und I-Samenanlagen bis zu dem durch die Affinitäten bestimmten Höchstbetrag zu befruchten.

c)  $v \cdot I \times I \cdot I \times l \cdot II$ . Der Samenansatz war bei den Kapseln 1—5 mit 48,7 bis 26,6%, i.D. 42,4%, gr.Sa sogar noch besser als bei den  $v \cdot I \times I \cdot I$ -Kreuzungen. Bei den Kapseln 7—9 waren es nur noch 21,1—14,1% gr.Sa. Wieder haben wir wie sonst große Schwankungen. Es hätten durchweg viel mehr Kreuzungen gemacht werden müssen, um dann jeweils für die 10 besten Kapseln die Durchschnittswerte zu berechnen. Dadurch hätte man vergleichbarere Werte erhalten. Aber es war schlechterdings unmöglich, diese Arbeit zu bewältigen.

Bei den ersten 3 Kapseln haben wir 47,5% gr.Sa i.D., also etwa so viel wie bei den 3 besten  $v \cdot I \times I \cdot I$ -Kreuzungen. Die Keimung war gut (90,3%). Durchschnittlich kommen auf 19,1%  $v \cdot I$  **20,9%** I·I. Dieser Wert wurde in der Tabelle 5, S. 326, für die Affinität I-I eingetragen. Auffallend ist die verschiedene Häufigkeit der v·I und I·I in den 3 Aufzuchten. Offenbar variieren die Affinitäten der v- und I-Samenanlagen zu den I-Schläuchen in Abhängigkeit von den inneren und äußeren Bedingungen unabhängig voneinander. Nur durch Auswerten von möglichst viel Kreuzungen kommt man zu brauchbaren Durchschnittswerten. Sonst sind allzuleicht Fehlschlüsse möglich. Die l·v und l·I sind sehr spärlich oder fehlen ganz. Das ist deshalb auffallend, weil die l·I bei den  $v \cdot I \times$  Typ A  $\times$   $l \cdot II$ -Kreuzungen recht häufig sind, obwohl bei diesen die 2. Bestäubung nach 26 Std, bei den  $v \cdot I \times I \cdot I \times l \cdot II$ -Kreuzungen aber nach 21 Std erfolgte. Offenbar vermochten bei diesen die l-Schläuche die I-Schläuche aus der Vorbestäubung nicht mehr zu überholen, wohl aber die v-Schläuche in den  $v \cdot I \times$  Typ A  $\times$   $l \cdot II$ -Kreuzungen. Die v-Schläuche würden demzufolge langsamer wachsen als die I-Schläuche. Darauf wird noch zurückzukommen sein. Da durch die I-Schläuche 19,1% v- und 20,9% I-Samenanlagen befruchtet wurden, die Affinitäten  $v \cdot l = 22,1$ ,  $I \cdot l = 22,7$  sind, hätten etwas mehr l·v und l·I auftreten können, als tatsächlich gefunden wurden. Aber wir werden bei solchen Versuchen mit geringfügigen Abweichungen rechnen müssen. Obwohl sicher noch viele Samenanlagen unbefruchtet blieben, konnten die l-Schläuche doch keine mehr befruchten, weil diejenigen Samenanlagen, die die l-Schläuche hätten chemotropisch anziehen können, zuvor durch die I-Schläuche belegt worden waren.

d)  $v \cdot I \times I \cdot I \times hsc \cdot hsc$ . Bei diesen Kreuzungen ist der Samenansatz wieder sehr wechselnd. Für die ersten 5 Kapseln mit 42,8—17,5% haben wir i.D. 28,0% gr.Sa. Die Vorbestäubung hat hier schon nicht ausgereicht. Bei den Kapseln 6 bis 10 sind es gar nur 10,6—3,8% gr.Sa.

Leider haben die Samen der Kapsel 2 schlecht gekeimt. Diese Aufzucht fällt deshalb aus. Bei den beiden anderen wurden 11,4% v·I und 16,3% I·I gezählt. Die v·hsc aus der Nachbestäubung fehlen ganz, die I·hsc sind nur zu 0,1% gefunden worden. Da die Affinitäten v-hsc = 6,9, I-hsc = 14,6 sind, konnten die hsc-Schläuche, welche die I-Schläuche nicht überholen konnten, keine Samenanlagen mehr befruchten.

e)  $v \cdot I \times I \cdot I \times ha \cdot ha$ . Wurden bei den Kapseln 1—3 47,9—44,6% gr. Sa gezählt, so waren es bei den Kapseln 4—5 nur noch 33,3 und 31,1%. Der Durchschnitt für die Kapseln 1—5 ist 40,3%. Von der Kapsel 6 mit 29,3% fallen die Werte bis auf nur 3,5% bei der Kapsel 10.

Leider keimten die Samen der 1. Kapsel zu nur 77,4%, die der anderen so etwa wie sonst. Trotzdem wurden die Durchschnittswerte für alle 3 Kreuzungen berechnet. Gezählt wurden 15,5% v·I und 17,2% I·I. Da die Affinitäten v·ha = 7,7, I·ha = 15,9 sind, konnten die ha-Schläuche aus der Nachbestäubung, welche die I-Schläuche nicht überholen konnten, nur ganz wenige v- und I-Samenanlagen befruchten, obwohl von diesen sicher noch viele unbefruchtet geblieben waren.

Aus den jetzt beschriebenen Kreuzungen entnehmen wir, daß die Affinitäten  $v \cdot I = 19,3$  und  $I \cdot I = 20,9$  recht groß sind. Aus diesem Grund wirken sich die Nachbestäubungen nicht weiter aus, zumindest keine der verwendeten Pollenschlauchsorten die I-Schläuche aus der Vorbestäubung zu überholen vermögen.

Es fragt sich nun, wie wir uns die Befruchtungsvorgänge bei der Selbstung der v·I *Berteriana*-Plasma vorzustellen haben. Da die v·v nicht ganz fehlen, müssen die v-Schläuche schneller wachsen als die I-Schläuche. Dadurch haben sie Zeit genug, einige v-Samenanlagen zu befruchten, obwohl die v-Schläuche nachgewiesenermaßen bevorzugt die I-Samenanlagen aufsuchen. Im Hinblick auf den nicht geringen Anteil an I·I kann der Vorsprung der v-Schläuche nicht allzu groß sein, da sonst ja viele I-Samenanlagen durch die v-Schläuche bereits belegt wären und nur noch wenig I·I entstehen könnten. Wieviel I-Samenanlagen insgesamt befruchtet werden, ist durch die größte Affinität der I-Samenanlagen zu den v-bzw. zu den I-Schläuchen begrenzt. Die Affinität zu I *Berteriana*-Plasma kennen wir; sie ist 20,9 (s. S. 326). In den v·I *Berteriana*-Plasma  $\times$  Typ A-Kreuzungen hatten die v-Schläuche *odorata*-Plasma. Es wurde also die Affinität I·*Berteriana*-Plasma—v *odorata*-Plasma ermittelt; sie beträgt 18,9 (s. S. 326). Aber bei den Selbstungen der v·I *Berteriana*-Plasma haben die v-Schläuche *Berteriana*-Plasma. Dadurch kann die Affinität I·v geändert werden. Tatsächlich war in späteren zu besprechenden v·I *Berteriana*-Plasma  $\times$  v·II-Kreuzungen, bei denen die allein vorhandenen v-Schläuche *Berteriana*-Plasma haben, eine höhere Affinität gefunden worden, nämlich 31,3 bzw. 29,3 (s. Tabelle 5, S. 326). Insgesamt werden demnach 31,3 bzw. 29,3% I-Samenanlagen durch die v und die mit diesen konkurrierenden I-Schläuche befruchtet. Von den v-Samenanlagen können höchstens 19,3% befruchtet werden, denn die Affinität v *Berteriana*-Plasma—I *Berteriana*-Plasma = 19,3 ist größer als die Affinität v *Berteriana*-Plasma—v *Berteriana*-Plasma = 12,6 (s. S. 326). Diese wurde aus den v·I *Berteriana*-Plasma  $\times$  v·II *Berteriana*-Plasma-Kreuzungen ermittelt. Sie ist also wieder höher als die aus den v·I *Berteriana*-Plasma  $\times$  Typ A erhaltenen Affinität v *Berteriana*-Plasma—v *odorata*-Plasma = 2,9.

Wenn beispielsweise in der  $v \cdot I \times v \cdot I$ -Kreuzung der Tabelle 1 2,4%  $v \cdot v$  gezählt wurden, so konnten noch  $19,3 - 2,4 = 16,9\%$   $v$ -Samenanlagen durch  $I$ -Schläuche befruchtet worden sein, von den  $I$ -Samenanlagen 31,3 bzw. 29,3—11,9 (= Anteil der  $I \cdot I$ ) = 19,4% bzw. 17,4% durch die  $v$ -Schläuche. Auf 16,9%  $v \cdot I$  kämen demnach 19,4 bzw. 17,4%  $I \cdot v$ . Diese sind nicht zu unterscheiden, es müßten also 36,3 bzw. 34,3%  $v \cdot I$  auftreten. Es waren, wie aus der Tabelle 1 ersichtlich, 33,2%  $v \cdot I$ . Ganz allgemein müßte die Summe aller gezählten Formen bei Selbstungen der  $v \cdot I$  = der Summe der höchsten Affinitäten, in diesem Fall 31,3 bzw. 29,3 und 19,3 sein, also 50,6 bzw. 48,6%. Bei der Freibestäubung  $v \cdot I$  und der  $v \cdot I \times v \cdot I$ -Kreuzung der Tabelle 1 betragen die Summen 47,8 und 47,5%, bei den Freibestäubungen des Jahres 1949 53,4%. Die Übereinstimmung ist für solche Berechnungen wohl hinreichend. Würden wir diesen die aus den obigen Kreuzungen ermittelte Affinität  $I \cdot I = 20,9$  als höchste der  $I$ -Samenanlagen zu den Pollenschläuchen zugrunde legen, so kämen wir nur zu  $20,9 + 19,3 = 40,2\%$ , also zu einem viel niedrigeren Wert, als er gefunden wurde. Das ist eine Bestätigung dafür, daß tatsächlich die Affinität  $I$  *Berteriana*-Plasma— $v$  *Berteriana*-Plasma höher ist als  $I$  *Berteriana*-Plasma— $v$  *odorata*-Plasma.

Jedenfalls erfolgt die Befruchtung viel komplizierter, als man erst anzunehmen geneigt war, und die Kombination der beiden Gametensorten erfolgt nicht einfach nach der Wahrscheinlichkeit.

Wir müssen nun annehmen, daß die  $v$ -Schläuche schneller wachsen als die  $I$ -Schläuche. Aus den oben besprochenen Kreuzungen mußte aber ein rascheres Wachstum der  $I$ -Schläuche gefolgt werden. Diese hatten wie bei den Selbstungen der  $v \cdot I$  *Berteriana*-Plasma ebenfalls *Berteriana*-Plasma, die  $v$ -Schläuche des als Kreuzungspartners verwendeten Typ A, aber *odorata*-Plasma. Demzufolge würde das Wachstum der  $I$ -Schläuche schneller sein, sofern diese *Berteriana*-Plasma besitzen; sie können nunmehr die  $v$ -Schläuche mit *odorata*-Plasma überholen. Haben die  $v$ -Schläuche, wie bei den Selbstungen der  $v \cdot I$  *Berteriana*-Plasma, ebenfalls *Berteriana*-Plasma, so sind sie wieder schneller als die  $I$ -Schläuche, so wie das der Fall ist, wenn  $v$ - und  $I$ -Schläuche *odorata*-Plasma haben. Es wird durch Vergleich der geeigneten Kreuzungen möglich sein, diese zur Erklärung der Befunde notwendige Annahme zu prüfen.

Weiterhin fällt auf, daß es in den 1949 aufgezogenen Selbstungen der  $v \cdot I$  *Berteriana*-Plasma zwar nicht viele  $v \cdot v$  sind, aber doch mehr, als man gemäß der Affinität  $v \cdot v = 2,9$ , wie sie aus den  $v \cdot I \times$  Typ A-Kreuzungen ermittelt wurde, erwarten konnte. Im Jahre 1950 ist der Anteil der  $v \cdot v$  mit 6,5% sogar viel höher (s. Tabelle 1). Nun haben die  $v$ -Schläuche bei den Selbstungen der  $v \cdot I$  *Berteriana*-Plasma *Berteriana*-Plasma, bei den  $v \cdot I$  *Berteriana*-Plasma  $\times$  Typ A-Kreuzungen aber *odorata*-Plasma. Wie oben ausgeführt, ist tatsächlich die Affinität  $v$  *Berteriana*-Plasma— $v$  *odorata*-Plasma kleiner als  $v$  *Berteriana*-Plasma— $v$  *Berteriana*-Plasma. Damit wird verständlich, daß in den Selbstungen der  $v \cdot I$  *Berteriana*-Plasma die  $v \cdot v$  häufiger sind, als man nach der aus den  $v \cdot I$  *Berteriana*-Plasma  $\times$  Typ A-Kreuzungen zunächst ermittelten Affinität  $v \cdot v$  hätte erwarten können.

##### 5. Die Kreuzungen der $v \cdot I$ mit $B \cdot II$ , $B \cdot l$ und die Nachbestäubungen mit den Homozygoten und der $l \cdot II$ (Tabelle 4).

In einer früheren Mitteilung (SCHWEMMLE 1949) war nachgewiesen worden, daß die  $B \cdot v$  in Kreuzungen nur dann auftreten, wenn der  $v$ -Komplex durch die Ei-

zellen übertragen wird. Sofern der B-Komplex durch die Eizellen, der v-Komplex durch den Pollen vererbt wird, fehlen in den entsprechenden Kreuzungen die B·v. Es war angenommen worden, daß die B-Samenanlagen die v-Schläuche nicht chemotropisch anziehen, wohl aber die v-Samenanlagen die B-Schläuche. Um das endgültig zu beweisen, waren im Jahre 1944 viele Kreuzungen mit der v·I *odorata*-Plasma hergestellt und 1949 aufgezogen worden. Über die gewonnenen Ergebnisse wurde bereits berichtet. Die gleichen Kreuzungen waren 1944 auch mit der v·I *Berteriana*-Plasma ♀ gemacht und ebenfalls 1949 aufgezogen worden. Damit war die Möglichkeit gegeben, die Parallelkreuzungen, bei denen sich die ♀♀ hinsichtlich der plasmatischen Konstitution unterscheiden, zu vergleichen und einen eventuellen Einfluß dieser aufzudecken.

Die nachfolgend zu besprechenden Kreuzungen haben wie die anderen recht unterschiedlich angesetzt. Von jeder wurden nur die 6 besten Kapseln zur Bestimmung des durchschnittlichen Samenansatzes verwendet. Die anderen bleiben ganz unberücksichtigt.

a) *v·I × B·II*. Bei der halbheterogamen *B·II* wird durch den Pollen nur der B-Komplex der *Oe. Berteriana* vererbt. Bezuglich ihrer Herkunft sei auf SCHWEMMLE 1938 und 1952 verwiesen. Die Kreuzungen setzten mit 34,9—14,3%, i.D. 23,9%, gr.Sa an. Vier wurden aufgezogen. Die Keimung war bei 3 gut, bei einer schlechter. Da bei dieser die B·v besonders spärlich sind, werden sie vorzugsweise in den nicht gekeimten Samen gesteckt haben. Für die Berechnung der Durchschnittswerte wurde diese Kreuzung nicht verwendet. Gezählt wurden 8,7% B·v und 16,9% B·I. Damit wären die Affinitäten v-B und I-B ermittelt. Da aber bei den gleich zu besprechenden *v·I × B·II × ha·ha* für die B·I ein höherer Wert, nämlich 18,3% gefunden wurde, gibt dieser die Affinität I-B an, denn auch bei den Kreuzungen mit den Homozygoten z. B. wurden ja auch die Kapseln mit dem besten Samenansatz verwendet. Demnach sind die Affinitäten v-B = 8,7, I-B = 18,3.

b) *v·I × B·II × ha·ha*. Bei diesen Kreuzungen war der Samenansatz mit 33,3—24,2%, i.D. 28,1%, besser; aber das will nicht viel bedeuten; denn bei den 4 Kapseln für die Aufzuchten waren es 29,5% gr.Sa, also so viel wie bei den vorigen Kreuzungen. B·v wurden nur 5,0% gezählt, aber 18,3% B·I. Mit solchen Schwankungen muß man rechnen. Insgesamt haben 23,3% B-Schläuche befruchtet gegenüber 25,6% bei den *v·I × B·II*-Kreuzungen. Die Vorbestäubung von je 2 Schenkeln mit dem Pollen der *B·II* wird im allgemeinen ausreichend sein. Die v·ha (1,1%) und I·ha (0,8%) sind nicht häufig. Das ist leicht verständlich. Die Affinität v-ha ist 7,7. Durch die vorauswachsenden B-Schläuche, welche die ha-Schläuche nicht einzuholen vermögen, wurden 5% v-Samenanlagen befruchtet. Die ha-Schläuche könnten demnach höchstens 7,7—5,0 = 2,7% v-Samenanlagen zusätzlich befruchtet. Gefunden wurden 1,1% v·ha. Eine bessere Übereinstimmung ist kaum zu erwarten, zumal die aus der Nachbestäubung stammenden Schläuche durch die alternden v-Samenanlagen wohl nicht mehr so gut angezogen werden. Zu dieser Deutung paßt, daß in der ersten Aufzucht 7,8% B·v gezählt wurden, aber keine v·ha. Diese fehlen auch in der 2. Aufzucht mit nur 4,2% B·v. Aber hier haben die Samen zu nur 89,8% gekeimt. In den nicht gekeimten Samen werden hauptsächlich B·v zu vermuten sein; dann wären diese aber so häufig entstanden, daß keine v-Samenanlagen mehr durch die ha-Schläuche befruchtet werden könnten. Dagegen wurden in der 3. Aufzucht

Ta-

	Ausg. Kapseln	gr. Sa. %	geschr. Sa. %	gr. Pu. %	gr. Sa. %	geschr. Sa. %	gr. Pu. %
v·I × B·II . . . . .	6	23,9	0,1	—	34,9 31,9 (21,8 20,8	— 0,4 — 0,2	—
				i. D.	29,2	0,1	0,1
v·I × B·II × ha·ha . .	6	28,1	—	0,1	33,3 30,0 29,7 24,9	0,2	0,2
				i. D.	29,5	0,1	0,1
v·I × B·II × hl·hl . .	6	24,8	0,3	0,1	39,0 30,1 22,4 20,6	— 0,2 1,4 0,2	—
				i. D.	28,0	0,4	0,1
v·I × B·II × hsc·hsc	6	20,0	—	—	25,4 24,8 20,9 16,4	— — 1,0 —	—
				i. D.	21,9	0,2	—
v·I × B·II × l·II . . .	6	33,0	0,1	0,2	36,6 34,3 33,2 30,8	— 0,2 0,2 —	0,2 0,2 0,4 0,2
				i. D.	33,7	0,1	0,2
v·I × B·l . . . . .	6	38,9	0,2	0,3	44,8 43,0 37,3 36,4	0,6	0,6
				i. D.	40,4	0,2	0,1

bei guter Keimung nur 3,5% B·v gefunden. Deshalb konnten noch 3,3% v-Samenanlagen durch die ha-Schläuche befruchtet werden. In der 4. Aufzucht hätten es mehr v·ha sein können. Aber mit solchen Abweichungen muß man immer rechnen. Die Affinität I·ha ist 15,9. Durchschnittlich waren 18,3% I-Samenanlagen durch die B-Schläuche vorweg befruchtet worden. Die I·ha müßten deshalb ganz fehlen. Mit 0,8% sind sie auch nur spärlich vorhanden. Wenn in der 3. Aufzucht 15,6% B·I doch noch 2,0% I·ha gezählt wurden, so ist das kein Widerspruch. Die Affinität I·ha wurde als Durchschnittswert von 3 v·I × ha-Kreuzungen ermittelt. Bei 2 von diesen wurden 17,1 und 17,0% I·ha gezählt. Es konnten also sowohl in der 3. wie der 4. v·I × B·II × ha·ha-Kreuzung noch I·ha entstehen. Insgesamt wurden 17,6% und 17,2% I-Eizellen befruchtet (Summe B·I + I·ha). Soviel waren es auch in 2 v·I × ha·ha-Kreuzungen (s. Tabelle 1).

Tabelle 4.

Gekeimt %	v · B %	I · B %	v · l %	I · l %	Abw. %	Sa %	Ausfall %
31,9 (92,5)	10,3	18,8	—	—	0,2	29,3	2,6
30,7 (98,0)	9,2	19,4	—	—	0,4	29,0	1,7
17,8 (83,9)	2,8	13,1	—	—	0,2	16,1	1,7
19,6 (95,2)	6,5	12,4	—	—	—	18,9	0,7
27,4 (95,2)	8,7	16,9	—	—	0,2	25,8	1,6
	v · B	I · B	v · ha	I · ha	Abw.		
30,9 (95,4)	7,8	20,3	—	0,2	—	28,3	2,6
26,2 (89,8)	4,2	20,8	—	0,4	0,4	25,8	0,4
26,8 (94,4)	3,5	15,6	3,3	2,0	0,4	24,8	2,0
24,0 (97,3)	4,5	16,5	0,9	0,7	0,7	23,3	0,7
27,0 (94,2)	5,0	18,3	1,1	0,8	0,4	25,6	1,4
	v · B	I · B	v · hl	I · hl	Abw.		
33,1 (86,4)	8,8	22,8	0,2	—	—	31,8	1,3
29,6 (98,4)	12,9	14,8	0,7	0,2	0,5	29,1	0,5
20,8 (95,4)	4,1	14,8	—	—	—	18,9	1,9
20,6 (100,0)	7,1	11,8	—	—	—	18,9	1,7
26,0 (95,1)	8,2	16,1	0,2	0,1	0,1	24,7	1,3
	v · B	I · B	v · hsc	I · hsc	Abw.		
21,2 (85,6)	3,1	16,4	0,2	—	—	19,7	1,5
20,0 (82,2)	2,1	14,5	0,9	2,1	0,4	20,0	—
16,3 (78,0)	3,8	9,6	0,2	0,2	—	13,8	2,9
12,5 (79,4)	0,5	8,0	0,2	1,8	—	10,5	2,0
17,5 (81,3)	2,4	12,1	0,4	1,0	0,1	16,0	1,5
	v · B	I · B	v · l	I · l	Abw.		
31,8 (90,0)	2,7	13,1	6,5	7,0	0,2	29,5	2,3
30,1 (88,5)	5,3	18,5	3,7	1,8	0,2	29,5	0,6
30,2 (94,9)	1,0	8,7	9,1	9,5	—	28,3	1,9
27,7 (90,8)	4,9	14,6	3,7	3,1	0,2	26,5	1,2
29,9 (91,1)	3,5	13,7	5,8	5,4	0,2	28,6	1,5
	v · B	I · B	v · l	I · l	Abw.		
39,9 (90,8)	0,2	12,0	13,9	11,2	0,8	38,1	1,8
40,2 (95,4)	—	6,3	12,5	17,4	0,4	36,6	3,6
29,9 (81,8)	—	7,8	11,0	7,2	0,4	26,4	3,5
32,2 (89,0)	0,6	16,8	9,3	3,6	0,2	30,5	1,7
35,5 (89,3)	0,2	10,7	11,7	9,9	0,4	32,9	2,6

c)  $v \cdot I \times B \cdot II \times hl \cdot hl$ . Der Samenansatz ist mit 39,0—18,2%, i.D. 24,8%, gr.Sa so wie sonst. Gezählt wurden 8,2% B · v und 16,1% B · I. Da die Affinitäten der v- und I-Samenanlagen zu den hl-Schläuchen sehr gering sind, müßten die v · hl und I · hl ganz fehlen. Mit 0,2 und 0,1% sind sie auch selten genug. Einige wenige hl-Schläuche mögen die B-Schlüche doch noch überholt haben. Auch bei diesen Kreuzungen hat die Vorbestäubung ausgereicht.

d)  $v \cdot I \times B \cdot II \times hsc \cdot hsc$ . Bei diesen Kreuzungen war der Samenansatz am schlechtesten (25,4—16,0%, i.D. 20,0%, gr.Sa). Einige waren Anfang August gemacht worden. Diese setzten offensichtlich schlechter an als die im Juli hergestellten. Auffallenderweise war die Keimung schlechter als sonst. Die Kreuzungen zeigen wie die vorhergehenden, daß die Schlüche aus der Nachbestäubung die B-Schlüche nicht zu überholen vermögen, ebenso daß sie, zuletzt heruntergewachsen, doch keine v- und I-Samenanlagen zusätzlich befruchten können, da

diejenigen, welche sie hätten anziehen können, zuvor schon durch die B-Schläuche befruchtet worden waren. Daß die Schläuche aus der Nachbestäubung etwa nicht ausgereicht hätten, ist nach anderen Versuchen ganz ausgeschlossen. Es braucht nur auf die Tabelle 2 verwiesen werden.

e)  $v \cdot I \times B \cdot II \times l \cdot II$ . Bei diesen Kreuzungen wurden 36,6—30,6%, i.D. 33,0%, gr.Sa gezählt, also offensichtlich mehr als sonst. Wie in allen anderen Kreuzungen sind die geschr.Sa und das gr.Pu sehr spärlich vertreten. Sie bleiben außer Betracht, sind aber der Vollständigkeit halber in den Tabellen angegeben. Die Samen keimten etwas schlechter, aber die Befunde sind dadurch kaum beeinträchtigt. Es fällt nun auf, daß durchschnittlich nur 13,7% B·I gezählt wurden, also weniger als in den Nachbestäubungskreuzungen mit ha·ha und hsc·hsc. Dafür sind die l·I mit 5,4% verhältnismäßig häufig. Offenbar haben die l-Schläuche die B-Schläuche zum Teil doch noch überholen können. Wieviel I-Samenanlagen durch die l-Schläuche noch zusätzlich befruchtet werden können, ist durch die Affinität I-l begrenzt. Bei den  $v \cdot I \times l \cdot II$ -Kreuzungen wurde diese zu 22,7 bestimmt. Ganz soviel sind es doch nicht gewesen, denn die Zahl der befruchteten I-Samenanlagen (Samen B·I + l·I) ist 19,1%. Da die Samen in diesen Kreuzungen schlechter gekeimt haben, verringert sich die festgestellte Differenz (22,7%—19,1% = 3,6%) um einen, allerdings nicht bestimmmbaren Betrag. Jedenfalls müssen es um so mehr l·I sein, je weniger B·I gezählt wurden. Das ist der Fall. In der Zusammenstellung sind die 4 Kreuzungen nach fallenden Werten der B·I angeordnet und die zugehörigen Anteile an l·I beigefügt.

Kreuzung	B·I	<i>l</i> ·I	Summe (Zahl der befruchteten I-Samenanlagen)	B·v	<i>l</i> ·v	Summe (Zahl der befruchteten v-Samenanlagen)
	%	%	%	%	%	%
2.	18,5	1,8	20,3	5,3	3,7	9,0
4.	14,6	3,1	17,7	4,9	3,7	8,6
1.	13,1	7,0	20,0	2,7	6,5	9,2
3.	8,7	9,5	18,2	1,0	9,1	10,1
i. D. 13,7	5,4		19,1	i. D. 4,5	5,8	9,3

In der Kreuzung 2 haben die *l*-Schläuche die B-Schläuche nicht überholt. Die I-Samenanlagen wurden von diesen bis zu dem möglichen Höchstbetrag befruchtet; deshalb sind es auch nur 1,8% *l*·I. In der 4. Kreuzung mag die Vorbestäubung nicht genügt haben. Aber in der 1. und 3. Kreuzung sind die niedrigen Werte aller Wahrscheinlichkeit nach durch das Überholen der B-Schläuche durch die *l*-Schläuche zu erklären. Daß diese schneller wachsen, ist auch aus vielen anderen Kreuzungen zu entnehmen. Die B·v nehmen, wie aus der Zusammenstellung ersichtlich ist, gleichermaßen ab, die *l*·v aber entsprechend zu. Es fällt nun besonders auf, daß insgesamt nur 8,6—10,1%, i.D. 9,3%, v-Samenanlagen befruchtet wurden. Da die Affinität  $v-l = 22,1$  ist, hätten es viel mehr *l*·v sein müssen, nämlich  $22,1-4,5 = 17,6\%$ . Es sind also um  $17,6-5,8\% = 11,8\%$  zu wenig aufgetreten. Dieses große Defizit kann nicht damit erklärt werden, daß die v-Samenanlagen der überalterten Blüten die *l*-Schläuche zu schlecht anziehen,

denn in den anderen vergleichbaren Nachbestäubungskreuzungen ist das dadurch möglicherweise bedingte Absinken nicht so auffallend. So sind in den  $v \cdot I \times$  Typ A  $\times l \cdot II$ -Kreuzungen doch immerhin 19% v-Samenanlagen befruchtet worden.

f)  $v \cdot I \times B \cdot l$ . Der Samenansatz ist bei diesen Kreuzungen am besten (44,8 bis 35,3%, i.D. 38,9% gr.Sa). Die Samen keimten leider unterschiedlich, i.D. zu 89,3%. Die B-v fehlen in 2 Kreuzungen, in den beiden anderen sind es nur wenige. Wenn die l-Schläuche schneller herunterwachsen, werden sie diejenigen v-Samenanlagen, zu denen sie eine große Affinität haben, befruchten, welche die B-Schläuche hätten anziehen können. Dann müßten es auch mehr l-I als B-I sein. Auffallenderweise ist das nicht der Fall, denn auf 9,9% l-I kommen 10,7%, B-I. Vielleicht suchen die l-Schläuche erst einmal die v-Samenanlagen auf und nur zögernd die B-Samenanlagen. Inzwischen sind dann die B-Schläuche heruntergewachsen. Da die Affinitäten I-B = 18,3 und I-l = 22,7 nicht so sehr verschieden sind, wäre es verständlich, daß die B-I und l-I etwa gleich häufig sind. Diese Annahme könnte geprüft werden. Werden die Narben kastrierter Blüten der *v · I Berteriana*-Plasma spärlich mit Pollen der l-II bestäubt, so müßten es mehr l-v als l-I sein. Im übrigen ist an anderer Stelle ausgeführt worden, daß auffallenderweise die Kreuzungen mit gleichzeitiger Bestäubung sich nicht sehr von denen mit Nachbestäubung unterscheiden. Insgesamt wurden 20,6% I-Samenanlagen befruchtet (Samen 10,7% B-I + 9,9% l-I), also etwas weniger als der höchsten Affinität, nämlich I-l = 22,7 entspricht. Diese wurde aus den  $v \cdot I \times l \cdot II$ -Kreuzungen ermittelt, deren Samen besser gekeimt hatten. Groß ist der Unterschied ohnehin nicht. Dagegen wurden nur 11,9% v-Samenanlagen befruchtet ( $0,2 B \cdot v + 11,7\% l \cdot v$ ), also viel zuwenig, denn die Affinität v-l ist 22,1. Es ist nun bemerkenswert, daß Entsprechendes in den  $v \cdot I \times B \cdot II \times l \cdot II$ -Kreuzungen gefunden wurde. Dort waren sogar nur 9,3% v-Samenanlagen befruchtet worden. Daß es bei diesen noch weniger sind, kann mit dem Altern der v-Samenanlagen erklärt werden. Es ist sicher kein Zufall, daß gleich in 8 Kreuzungen so wenig l-v aufgetreten sind. Dies könnte folgendermaßen erklärt werden: Die B-Schläuche werden von den v-Samenanlagen schlecht angezogen. Wachsen nun neben oder nach den B-Schläuchen l-Schläuche herunter, so werden diese durch Stoffe, die von den B-Schläuchen abgegeben werden, in ihrer Reaktionsfähigkeit auf die von den v-Samenanlagen produzierten chemotropisch wirksamen Stoffe beeinflußt, was sich in einer starken Verringerung der Affinität v-l ausdrückt. In den  $v \cdot I \times l \cdot II$ -Kreuzungen fehlt diese Beeinflussung der l-Schläuche, ebenso in den  $v \cdot I \times$  Typ A  $\times l \cdot II$ -Kreuzungen, obwohl die Affinität v-v nur 2,9, also noch niedriger als die v-B ist. Auch in den anderen Kreuzungen mit Vorbestäubung durch den Pollen der B-II und Nachbestäubung mit Pollen der Homozygoten ist von einer solchen Beeinflussung nichts zu merken. Da auch sonst eine gegenseitige Beeinflussung der Pollenschläuche festgestellt werden konnte, ist die gegebene Erklärung nicht so abwegig, wie es zunächst scheinen mag. Ob auch für die *v · I odorata*-Plasma  $\times B \cdot l$ -Kreuzungen Entsprechendes gilt, kann an Hand des bis jetzt gesammelten Materials nicht gesagt werden, da die für die Ermittlung der Affinität *v odorata*-Plasma-l notwendigen *v · I odorata*-Plasma  $\times l \cdot II$ -Kreuzungen noch nicht gemacht worden sind.

## II. Vergleich der Kreuzungen mit v·I *odorata*-Plasma ♀ und v·I *Berteriana*-Plasma ♀.

### 1. Die Abhängigkeit der Affinitäten von der plasmatischen Konstitution der Eizellen bzw. des Embryosackes.

Wie schon eingangs hervorgehoben wurde, sind 1944 die gleichen Kreuzungen sowohl mit der ursprünglichen v·I als auch mit der v·I *Berteriana*-Plasma hergestellt wurden. Die Parallelkreuzungen wurden 1949 aufgezogen. Damit ist die Möglichkeit gegeben, einen etwaigen Einfluß des *odorata*- bzw. *Berteriana*-Plasmas der Eizellen (Embryosäcke) zu erfassen. Der Einfachheit halber wird nur von *Berteriana*- bzw. *odorata*-Plasma gesprochen. Die ebenfalls verschiedenen Plastiden sind dabei mit eingeschlossen. Ob diese die Affinitäten zu beeinflussen vermögen, ist aus allen seitherigen Untersuchungen nicht zu entnehmen, da die für die Kreuzungen verwendeten Formen mit *odorata*-Plasma auch *odorata*-Plastiden, die mit *Berteriana*-Plasma auch *Berteriana*-Plastiden besaßen. Die angedeuteten Fragen sind durch eigene Untersuchungen in Angriff genommen worden.

In der Tabelle 5 sind die Affinitäten, wie sie durch die Kreuzungen mit der v·I *Berteriana*-Plasma ♀ ermittelt wurden (Tabelle 1—4), eingetragen. Die aus den v·I *odorata*-Plasma ♀-Kreuzungen vergleichbaren Werte sind aus SCHWEMMLE 1951, S. 250, übernommen. Da jeweils mehrere Vergleichskreuzungen aufgezogen wurden, sind etwaige Unterschiede gesichert.

Tabelle 5.

♀	♂	B·II		I·II		Typ A		v·II		I·I		ha·ha	hsc·hsc	hl·hl
		B	I	v	od. Pl.	v	Bert. Pl.	I	Bert. Pl.	ha	hsc	hsc	hl	
v <i>odorata</i> -Plasma	12,9	—	—	15,3	—	—	—	13,7	—	14,3	—	8,8	0,7	
	16,5	12,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	—	21,4	—	—	16,4 (17,1)	—	—	—	—	—	—	—	—	
v <i>Berteriana</i> -Plasma	8,7	22,1	2,9	—	—	—	—	19,3	—	7,7	—	6,9	0,3	
	15,3	11,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	—	16,4	—	—	12,6 (9,0)	—	—	—	—	—	—	—	—	
I <i>odorata</i> -Plasma	—	—	26,2	—	—	—	—	19,1	—	13,2	—	14,4	0,7	
	15,7	8,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	—	14,7	—	—	27,7 (25,1)	—	—	—	—	—	—	—	—	
I <i>Berteriana</i> -Plasma	18,3	22,7	18,9	—	—	—	—	20,9	—	15,9	—	14,6	1,6	
	25,2	12,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	—	17,1	—	—	31,3 (29,3)	—	—	—	—	—	—	—	—	

1. Zeile: Kreuzungen 1944; 2. Zeile: Kreuzungen 1950; 3. Zeile: Kreuzungen 1949.

Vergleichen wir zunächst die Affinitäten der v-Samenanlagen zu den verschiedenen Pollenschlauchsorten, so sind die B·v in den v·I *odorata*-Plasma × B·II-Kreuzungen mit 12,9% häufiger als in den v·I *Berteriana*-Plasma × B·II-Kreuzungen mit nur 8,7% B·v. Das würde aber bedeuten, daß die, kurz gesagt, v-Samenanlagen mit *odorata*-Plasma die B-Schläuche besser anziehen als die v-Samenanlagen mit *Berteriana*-Plasma. Bei den gleichen Kreuzungen des Jahres 1950 waren 16,5% B·v mit *odorata* Pl. und 15,3% B·v mit *Berteriana* Pl. gezählt worden (SCHWEMMLE 1952c, S. 497). Diese Werte sind in der Übersicht

ebenfalls eingetragen. Der Unterschied ist jetzt nicht so groß, aber er deutet doch in dieselbe Richtung. Wie schon wiederholt hervorgehoben, können die gleichen Komplexheterozygoten aus den gleichen Kreuzungen, aber aus verschiedenen Jahren recht verschieden häufig sein. Unter dem Einfluß der verschiedenen äußereren und inneren Bedingungen variieren die Affinitäten erheblich. Deshalb können auch Kreuzungen aus verschiedenen Jahren nicht ohne weiteres miteinander verglichen werden.

Die Affinität  $v \cdot Berteriana\text{-Pl.}-l$  ist nach den Kreuzungen des Jahres 1944 22,1. Der zu vergleichende Wert  $v \cdot odorata\text{-Pl.}-l$  fehlt, da die  $v \cdot I \cdot odorata\text{-Pl.} \times l \cdot II$ -Kreuzungen 1944 nicht hergestellt worden waren. 1951 wurden die beiden  $v \cdot I \times l \cdot II$ -Kreuzungen aus dem Jahre 1950 aufgezogen. Dabei wurden folgende Affinitäten ermittelt:  $v \cdot odorata\text{-Plasma}-l = 12,2$ ,  $v \cdot Berteriana\text{-Plasma}-l = 11,5$ . Die Werte sind nahezu gleich<sup>1</sup>. Da das auch hinsichtlich der in diesem Jahre aufgezogenen  $B \cdot v$  so war, war in der Mitteilung darüber gesagt worden, daß ein Einfluß des Plasmas bei den  $v$ -Samenanlagen nicht zu erkennen wäre. Das ist aber offensichtlich doch der Fall, nur waren die Unterschiede bei den Kreuzungen des Jahres 1950 zu klein, als daß sie mit Sicherheit hätten bewertet werden können. Jetzt fügen sich die Befunde den anderen, die erst durch Aufarbeiten des ganzen Materials erhalten wurden, gut ein. Man wird also sagen können, daß die  $v$ -Samenanlagen mit *odorata*-Plasma die  $l$ -Schläuche gleich wie die  $B$ -Schläuche besser anziehen als die  $v$ -Samenanlagen mit *Berteriana*-Plasma.

Es fällt auf, daß in den  $v \cdot I \cdot Berteriana\text{-Plasma} \times l \cdot II$ -Kreuzungen des Jahres 1944 22,1%  $l \cdot v$  gezählt wurden gegenüber nur 11,5% in denen des Jahres 1950. Aber bei diesen war die getupfte  $l \cdot II_{Tt}$  eingekreuzt worden, und wir wissen aus anderen Untersuchungen, daß die  $l_T$  und  $l_t$ -Schläuche sich hemmend gegenseitig beeinflussen, so daß zu wenig Formen mit dem  $l$ -Komplex auftreten.

Besonders groß ist der Unterschied im Auftreten bei den  $v \cdot v$ . In den  $v \cdot I \cdot odorata\text{-Plasma} \times$  Typ A ( $v$ )-Kreuzungen wurden 15,3%  $v \cdot v$  gezählt, in denen mit  $v \cdot I \cdot Berteriana\text{-Plasma}$  aber nur 2,9. Die  $v \cdot odorata\text{-Plasma}$ -Samenanlagen ziehen auch die  $v$ -Schläuche besser an, ebenso, wie aus der Tabelle 5 klar zu entnehmen ist, die  $ha$ - und  $hsc$ -Schläuche. Bezüglich der  $hl$ -Schläuche ist das nicht sicher, denn in den  $v \cdot I \cdot odorata\text{-Plasma} \times hl \cdot hl$ -Kreuzungen waren es nur 1,4% gr. Sa, und diese waren einfach hälftig auf die  $v \cdot hl$  und  $I \cdot hl$  verteilt worden. Aber auch wenn wir von diesen Kreuzungen absehen, so sind sonst die Affinitäten der  $v$ -Samenanlagen mit *odorata*-Plasma zu den  $B$ -,  $l$ -,  $v$ -,  $ha$ - und  $hsc$ -Schläuchen durchweg größer. Gerade umgekehrt aber ist es bei den  $v \cdot I \times I \cdot I$ -Kreuzungen. Bei diesen ist die Affinität  $v \cdot Berteriana\text{-Plasma}-I = 19,3$  größer als  $v \cdot odorata\text{-Plasma}-I = 13,7$ .

Betrachten wir nun die Affinitäten der I-Samenanlagen zu den verschiedenen Pollenschläuchen. Leider war die Keimung der Samen aus den  $v \cdot I \cdot odorata\text{-Plasma} \times B \cdot II$ -Kreuzungen des Jahres 1944 sehr schlecht; es waren überhaupt keine  $B \cdot I$  aufgetreten. Wir wissen deshalb nicht, wie viele es tatsächlich waren. Es fehlt also der Vergleichswert zu den 18,3%  $B \cdot I$  bei  $v \cdot I \cdot Berteriana\text{-Plasma} \times B \cdot II$ -Kreuzungen. Aus den Kreuzungen des Jahres 1950 ergaben sich die

<sup>1</sup> Die in der 3. Zeile stehenden Werte wurden aus weiter unten zu behandelnden Kreuzungen erhalten. Deshalb werden sie noch nicht besprochen. Aber auch so sieht man, daß sie sich den sonstigen Befunden gut einfügen.

Affinitäten I *odorata*-Plasma-B = 15,7, I *Berteriana*-Plasma-B = 25,2. Demnach ziehen die I-Samenanlagen mit *Berteriana*-Plasma die B-Schläuche besser an als die I-Samenanlagen mit *odorata*-Plasma. Gleiches gilt auch bezüglich der Affinitäten zu den l-, ha- und den hl-Schläuchen. Bei den Affinitäten I-I ist der Unterschied gering; vielleicht ist bei den v·I *odorata*-Plasma × I·I-Kreuzungen, bei denen die I·I nicht lebensfähig sind, deren Anteil mit 19,1% zu hoch berechnet worden. Immerhin sind es in den v·I *odorata*-Plasma × I·I-Kreuzungen, bezogen auf die 20,9% I·I in den v·I *Berteriana*-Plasma × I·I-Kreuzungen = 100%, um 8,6% weniger.

Die Affinitäten I-hsc sind nicht verschieden. Vielleicht würden weitere Untersuchungen den eben erkennbaren Unterschied doch sichern.

Bezüglich der Affinitäten I-v ist es bezeichnenderweise wie bei den Affinitäten v-I gerade umgekehrt. Die Affinität I *Berteriana*-Plasma-v = 18,9 ist kleiner als die von I *odorata*-Plasma-v = 26,2.

Zusammenfassend stellen wir fest, daß die Samenanlagen mit v-Eizellen die Pollenschläuche besser anziehen, falls sie *odorata*-Plasma besitzen. Bei den I-Samenanlagen dagegen ziehen die mit *Berteriana*-Plasma die gleichen Pollenschläuche besser an. Anders ist es bei den Affinitäten v-I und I-v. Diese sind dann am größten, wenn Samenanlagen und Pollenschläuche das gleiche Plasma haben.

## 2. Der Einfluß des Plasmas der Pollenschläuche auf die Affinität.

Um einen solchen nachzuweisen, waren die B·l im Jahre 1950 einmal mit der trisomen Mutante v·I schmal gezähnt gekreuzt worden. Diese hat gemäß ihrer Herkunft *odorata*-Plasma, also auch die allein aktiven I-Pollenkörner. Zum anderen waren die B·l mit der I·I gekreuzt worden, die nur mit *Berteriana*-Plasma, besser *Berteriana*-Plastiden lebensfähig ist. In den B·l × v·I schm. gez. Kreuzungen waren 17,5% B·I, in den B·l × I·I-Kreuzungen aber 24,1% B·I gezählt worden (SCHWEMMLE 1952c, S. 497). Unter Berücksichtigung des leider großen Ausfalles kommen wir auf 19,3% bzw. 28,4% B·I. Die Affinität B-I *Berteriana*-Plasma ist also größer als B-I *odorata*-Plasma. So wie die I-Samenanlagen mit *Berteriana*-Plasma die Pollenschläuche mit Ausnahme der v-Schläuche besser anziehen, so werden von den B-Eizellen die I-Schläuche mit *Berteriana*-Plasma besser angezogen als die I-Schläuche mit *odorata*-Plasma.

Dies hätte auch schon aus früheren Kreuzungen entnommen werden können (SCHWEMMLE 1951).

Tabelle 6.

	Aufz.	gr. Sa %	geschr. Sa %	gr. Pu %	Gekeimt %	B·v %	I·v %	B·I %	l·I %	Abw. %	Sa %	Aus- fall %
B·l × Typ A od. Pl.	3	20,4	0,1	1,8	15,9 (77,5)	—	13,7 (0,8)	—	0,1	14,6	1,3	
B·l × v·I od. Pl.	4	40,7	0,1	0,8	32,3 (80,0)	—	13,1	12,4	3,4	0,4	29,3	3,0
B·l × Typ A × I·I	4	49,9	0,5	2,5	40,2 (80,7)	—	7,3	18,6	11,5	0,5	37,9	2,3
B·l × I·I	2	48,8	0,1	0,9	42,0 (86,0)	—	—	21,1	18,9	0,4	40,5	1,5

In den B·l × v·I-Kreuzungen werden die B-Samenanlagen nur von den I-Schläuchen mit *odorata*-Plasma befruchtet, da die v-Schläuche von den B-Samenanlagen nicht angezogen werden. In 4 Kreuzungen wurden 12,4% B·I gezählt, in den B·l × I·I-Kreuzungen aber, bei denen die I-Schläuche *Berteriana*-

Plasma hatten, 21,1%, also viel mehr. Auch hier ist wieder die Affinität B-I *Berteriana*-Plasma größer als die Affinität B-I *odorata*-Plasma. Ebenso sind es in den B·l × Typ A × I·I-Kreuzungen, bei denen die B-Samenanlagen von den v-Schläuchen der Vorbestäubung ausgespart bleiben und nur von den I-Schläuchen aus der Nachbestäubung befruchtet werden, mehr B·I als in den B·l × v·I-Kreuzungen. Wenn der Anteil an B·I geringer ist als in den B·l × I·I-Kreuzungen, so ist das in Übereinstimmung mit anderen Befunden einfach dadurch bedingt, daß die B-Eizellen der überalterten Blüten die I-Schläuche nicht mehr so gut anziehen.

Hinsichtlich der l·I aus den B·l × v·I schm.gez.- und B·l × I·I-Kreuzungen gilt das gleiche. Die l·I sind zu 22,7% (unter Einrechnung des Ausfalls 27,0) häufiger, wenn die I-Schläuche *Berteriana*-Plasma besitzen, als in den B·l × v·I schm.gez.-Kreuzungen mit 21,7 bzw. 23,5% l·I. Auch von den l-Samenanlagen werden also die I-Schläuche mit *Berteriana*-Plasma besser angezogen als die I-Schläuche mit *odorata*-Plasma.

Die Kreuzungen der Tabelle 6 lassen das gleiche erkennen. In den B·l × Typ A-Kreuzungen waren es 13,7% l·v, in den B·l × v·I-Kreuzungen 13,1% l·v, also fast ebensoviel. Bei diesen müssen die v-Schläuche so schnell heruntergewachsen sein, daß so viel l-Samenanlagen befruchtet wurden, als der Affinität l·v = 13,7 entspricht. Die später ankommenden I-Schläuche können, wie immer wieder festgestellt, l-Samenanlagen nur noch bis zu dem der Affinität l·I entsprechenden Betrag befruchten. Gezählt wurden 3,4% l·I. Somit ist die Affinität l·I = 13,1 + 3,4 = 16,5. In den B·l × I·I-Kreuzungen sind es aber 18,9% l·I. Die Affinität l·I *Berteriana*-Plasma = 18,9 ist also höher als die Affinität l·I *odorata*-Plasma = 16,5. Daß die Berechnung der Affinität l·I *odorata*-Plasma berechtigt ist, zeigen die B·l × Typ A × I·I-Kreuzungen. In diesen muß ebenfalls die Summe der l·v und l·I die Affinität l·I *Berteriana*-Plasma ergeben. Sie ist 7,3 + 11,5 = 18,8. In den B·l × I·I-Kreuzungen wurde sie zu 18,9 ermittelt.

Also wieder ist die Affinität l·I *Berteriana*-Plasma größer als die Affinität l·I *odorata*-Plasma.

Wenn die gleichen Affinitäten aus verschiedenen Jahren recht unterschiedlich sind, so ist das immer wieder festgestellt worden.

Im Hinblick auf diese Befunde hätte man erwarten können, daß die v-Schläuche mit *odorata*-Plasma besser angezogen werden als die v-Schläuche mit *Berteriana*-Plasma. Es hatten ja die v-Samenanlagen mit *odorata*-Plasma die verschiedenen Pollenschläuche besser angezogen. In den B·l × Typ A *odorata*-Plasma- und B·l × Typ A *Berteriana*-Plasma-Kreuzungen waren es aber 26,7% und 26,1% l·v, also gleich viel (SCHEMMLE 1952 c, S. 497).

Tabelle 7.

<i>l·v</i> <i>odorata</i> -Plasma	× Typ A (v) <i>odorata</i> -Plasma	21,2% <i>l·v</i>
<i>l·v</i> <i>odorata</i> -Plasma	× Typ A (v) <i>Berteriana</i> -Plasma	25,1% <i>l·v</i>
<i>l·v</i> <i>Berteriana</i> -Plasma	× Typ A (v) <i>odorata</i> -Plasma	25,8% <i>l·v</i>
<i>l·v</i> <i>Berteriana</i> -Plasma	× Typ A (v) <i>Berteriana</i> -Plasma	30,7% <i>l·v</i>

Deutliche Unterschiede waren dagegen bei den *l·v* × Typ A-Kreuzungen festzustellen (Tabelle 7, Versuche von WELTE). Es sind immer mehr *l·v*, wenn die

v-Schläuche *Berteriana*-Plasma hatten. Es ist also gerade umgekehrt, als man hätte annehmen können. Bemerkenswert ist, daß es in den Vergleichskreuzungen, bei denen die ♂♂ die gleichen waren, die ♀♀ aber in der plasmatischen Konstitution sich unterschieden, es jeweils mehr l·v sind, wenn die l-Samenanlagen *Berteriana*-Plasma hatten. So wie die I-Samenanlagen mit *Berteriana*-Plasma verschiedene Pollenschläuche besser anziehen als die I-Samenanlagen mit *odorata*-Plasma, so ziehen die l-Samenanlagen mit *Berteriana*-Plasma die v-Schläuche besser an als die l-Samenanlagen mit *odorata*-Plasma. Daß das gerade bei den v-Schläuchen der Fall ist, überrascht, denn gerade diese waren im Gegensatz zu sonst von den I-Samenanlagen mit *Berteriana*-Plasma schlechter angezogen worden. Hier sind noch weitere Untersuchungen nötig.

Jedenfalls haben die seitherigen schon ergeben, daß es nicht gleichgültig ist, welches Plasma die Pollenschläuche besitzen.

### 3. Änderung der Geschwindigkeit des Pollenschlauchwachstums.

In den B·l × v·I-Kreuzungen sind die l·v häufiger als die l·I. So wurden in 46 Kreuzungen 2755 l·v und 1333 l·I gezählt. Bei diesen waren nicht alle Keimlinge aufgezogen worden, aber auch in Kreuzungen, bei denen das der Fall war, sind die l·v mehr als doppelt so häufig wie die l·I. In 4 Kreuzungen des Jahres 1943 kamen auf 14,7% l·v 6,6% l·I, in 4 Kreuzungen des Jahres 1944 auf 13,1% l·v 3,4% l·I, oder unter Berücksichtigung der Ausfälle 5,1% l·I. Nun sind die Affinitäten l-v = 20,0 und l-I = 19,0 nicht so verschieden, daß damit der starke Überschuß an l·v erklärt werden könnte. Wir müssen vielmehr annehmen, daß die v-Schläuche rascher wachsen als die I-Schläuche und deshalb in der Konkurrenz um die l-Samenanlagen besser abschneiden. Das raschere

Tabelle 8.

	Aufz.	gr. Sa %	geschr. Sa %	gr. Pu %	Gekeimt %	v·v %	I·v %			Abw. %	Sa %	Ausfall %
v·I od. Pl. × Typ A od. Pl. . . . .	4	49,0	0,1	0,7	42,4 (87,5)	14,3	26,2			1,0	40,6	1,8
v·I Bert. Pl. × Typ A od. Pl. . . . .	3	28,3	—	—	23,9 (87,8)	2,9	18,9			0,5	22,3	1,6
v·I od. Pl. × hsc·hsc	4	26,8	—	0,1	23,2 (88,2)	v·v	I·v	v·hsc	I·hsc	Abw.	23,2	—
v·I od. Pl. × Typ A × hsc·hsc . . . .	3	53,0	—	0,9	42,6 (80,4)	15,6	20,7	1,9	0,5	0,6	39,3	3,3
v·I Bert. Pl. × hsc·hsc	3	23,3	—	—	22,2 (96,3)	—	—	6,9	14,6	0,4	21,5	0,3
v·I Bert. Pl. × Typ A × hsc·hsc . . . .	3	29,9	—	—	23,3 (81,1)	0,7	9,9	3,5	7,1	0,9	22,1	0,9
v·I od. Pl. × ha·ha	2	29,2	—	1,4	28,0 (98,0)	v·v	I·v	v·ha	I·ha	Abw.	27,8	0,2
v·I od. Pl. × Typ A × ha·ha . . . .	4	40,8	—	0,8	38,6 (82,4)	12,8	22,4	0,5	0,4	0,4	36,3	2,3
v·I Bert. Pl. × ha·ha	3	24,7	0,1	—	24,0 (98,2)	—	—	7,7	15,9	—	23,6	0,4
v·I Bert. Pl. × Typ A × ha·ha . . . .	3	33,9	—	—	30,6 (90,8)	2,1	10,8	6,0	10,0	0,6	29,5	1,1

Wachstum ist auch noch auf andere Weise nachgewiesen worden: darüber wird an anderer Stelle berichtet werden.

In der Tabelle 8 sind noch einmal die in Abschnitt I behandelten Kreuzungen zusammengefaßt, dazu noch die entsprechenden Kreuzungen des gleichen Jahres mit v·I *odorata*-Plasma ♀♀. Diese Nebeneinanderstellung ist notwendig, um die Kreuzungen vergleichen und auswerten zu können.

In den v·I *odorata*-Plasma × Typ A- und v·I *odorata*-Plasma × hsc·hsc-Kreuzungen sind die v·v und v·I bzw. v·hsc und I·hsc in der aus der Tabelle ablesbaren Häufigkeit aufgetreten. In den v·I *odorata*-Plasma × Typ A × hsc·hsc-Kreuzungen sind die v·v mit 15,6% noch häufiger als in den v·I *odorata*-Plasma × Typ A-Kreuzungen; v·I sind es 20,7%, also weniger. Die Vorbestäubung muß ausreichend gewesen sein. Offensichtlich haben die v-Schläuche Zeit gehabt, einen großen Teil der v- und I-Samenanlagen zu befruchten. Nur wenige hsc-Schläuche, die zu den v- und I-Samenanlagen eine geringe Affinität haben, konnten die v-Schläuche überholen, denn es waren nur 1,9% v·hsc und 0,5% I·hsc.

In den v·I *Berteriana*-Plasma × Typ A-Kreuzungen sind es weniger v·v und v·I. Daraus haben wir ja geschlossen, daß die v- und I-Samenanlagen mit *Berteriana*-Plasma die v-Schläuche schlechter anziehen. Auch die v·hsc sind in den v·I *Berteriana*-Plasma × hsc·hsc-Kreuzungen nicht so häufig wie in den v·I *odorata*-Plasma × hsc·hsc-Kreuzungen; I·hsc sind es dagegen gleich viel. Recht auffallend ist, daß in den v·I *Berteriana*-Plasma × Typ A × hsc·hsc-Kreuzungen im Vergleich zu den entsprechenden mit v·I *odorata*-Plasma ♀♀ die v·v und v·I viel stärker abgenommen haben. Deshalb sind dann mehr v·hsc und I·hsc aufgetreten. Beide Male sind 2 Schenkel der jeweiligen v·I ♀♀ mit Pollen des Typ A reichlich bestäubt worden. Wenn wir nicht annehmen wollen, daß dieser auf den Narben der v·I *Berteriana*-Plasma sehr viel schlechter keimte, können wir daraus schließen, daß in den Kreuzungen mit v·I *Berteriana*-Plasma ♀ viel mehr hsc-Schläuche die v-Schläuche überholen konnten als in den Vergleichskreuzungen mit v·I *odorata*-Plasma ♀. An den Zeiten zwischen Vor- und Nachbestäubung kann es nicht liegen, denn diese waren bei den verschiedenen Kreuzungen etwa dieselben. Wir müssen folgern, daß bei den v·I *Berteriana*-Plasma × Typ A × hsc·hsc-Kreuzungen die Schläuche mit *odorata*-Plasma nicht mehr so gut mit den hsc-Schläuchen konkurrierten, weil sie langsamer wuchsen.

Genau das gleiche ergibt sich aus den Nachbestäubungskreuzungen mit der ha·ha. Bei den v·I *odorata*-Plasma × Typ A × ha·ha-Kreuzungen nehmen die v·v und v·I aus der Vorbestäubung im Vergleich zu den v·I *odorata*-Plasma × Typ A-Kreuzungen nur wenig ab. v·ha und I·ha sind es demzufolge wenig. Die vorauswachsenden v-Schläuche wurden von den ha-Schläuchen nicht eingeholt. Bei den entsprechenden Kreuzungen mit v·I *Berteriana*-Plasma ♀ sind es im Vergleich zu den v·I *Berteriana*-Plasma × ha·ha-Kreuzungen viel weniger v·v und v·I. Dafür wurden 6,0% v·ha und 10,0% I·ha gezählt gegenüber nur 0,5% v·ha und 0,4% I·ha in den entsprechenden Kreuzungen mit v·I *odorata*-Plasma ♀. Auch hier wird offensichtlich das Wachstum der v-Schläuche in Griffel- und Fruchtknotengewebe der v·I *Berteriana*-Plasma so verlangsamt, daß viele ha-Schläuche aus der Nachbestäubung die v-Schläuche überholen können. Bei der

Besprechung dieser Kreuzungen war dies noch als fraglich bezeichnet worden. Der jetzt durchgeführte Vergleich legt aber doch die gegebene Deutung nahe.

Entsprechendes kann auch aus dem Vergleich der v·I *Berteriana*-Plasma × Typ A × l·II- und der v·I *Berteriana*-Plasma × I·I × l·II-Kreuzungen (Tabelle 2 und 3) entnommen werden. Bei den ersteren stammen aus der Vorbestäubung die nur 0,3% v·v und 7,1% v·I, aus der Nachbestäubung (26 Std später) die 18,7% l·v und 15,2% l·I. Es müssen also die v-Schläuche so langsam gewachsen sein, daß sie von den l-Schläuchen überholt werden konnten. In den v·I *Berteriana*-Plasma × I·I × l·II-Kreuzungen war das aber nicht mehr der Fall, denn durch die I-Schläuche aus der Vorbestäubung konnten 19,1% v- und 20,9% I-Samenanlagen befruchtet werden, so viel wie in den v·I *Berteriana*-Plasma × I·I-Kreuzungen. Für die später ankommenden l-Schläuche blieben fast keine mehr übrig. Folglich wachsen die I-Schläuche hier schneller als die v-Schläuche, während doch die B·l × v·I-Kreuzungen eindeutig ein rascheres Wachstum der v-Schläuche gezeigt haben.

Es wäre aber auch möglich, daß nicht die v-Schläuche mit *odorata*-Plasma bei den Kreuzungen mit der v·I *Berteriana*-Plasma ♀ langsamer wachsen, sondern daß die I-Schläuche in den Kreuzungen mit der I·I ♂, die, wie dann der Pollen *Berteriana*-Plasma hat, rascher wachsen als die I-Schläuche mit *odorata*-Plasma. Dafür sprechen die Kreuzungen der Tabelle 6, S. 328.

In den B·l × Typ A *odorata*-Plasma-Kreuzungen des Jahres 1944 wurden 13,7% l·v gezählt, in den 4 B·l × v·I-Kreuzungen 13,1% l·v. Bei diesen hatten also die offensichtlich rascher wachsenden v-Schläuche die Möglichkeit, so viel l-Samenanlagen zu befruchten wie in den B·l × Typ A-Kreuzungen, bei denen sie mit keinen anderen zu konkurrieren haben. Durch die später ankommenden I-Schläuche können dann noch 3,4% I-Samenanlagen befruchtet werden. In den B·l × Typ A × I·I-Kreuzungen sind es aber nur noch 7,3% l·v, dafür aber 11,5% l·I. Die I-Schläuche, hier mit *Berteriana*-Plasma, aus der Nachbestäubung haben also viele v-Schläuche überholen können; sie müssen also rascher gewachsen sein. Dieser Schluß wurde auch seinerzeit gezogen und darauf hingewiesen, daß dieser Befund der Feststellung widerspricht, daß die v-Schläuche bei den B·l × v·I-Kreuzungen schneller wachsen als die I-Schläuche (SCHWEMMLE 1951, S. 246). Die verschiedenen Möglichkeiten wurden erörtert. Jetzt können wir als gesichert annehmen, daß die I-Schläuche mit *Berteriana*-Plasma viel schneller wachsen als die I-Schläuche mit *odorata*-Plasma; deshalb können erstere die v-Schläuche überholen.

Aus den oben besprochenen v·I × Typ A × hsc·hsc- bzw. ha·ha-Kreuzungen war erschlossen worden, daß die v-Schläuche mit *odorata*-Plasma langsamer wachsen, wenn als ♀ die v·I *Berteriana*-Plasma verwendet wurde. Es könnte aber der Ausfall der Kreuzungen auch damit erklärt werden, daß die hsc- bzw. ha-Schläuche in dem Gewebe der v·I *Berteriana*-Plasma schneller wachsen. Eine Entscheidung ist auf Grund der vorliegenden Kreuzungen noch nicht möglich. Aber ein verlangsamtes Wachstum der v-Schläuche ist doch wahrscheinlicher.

Aus früheren Versuchen wurden folgende Affinitäten ermittelt:

$$\begin{array}{ll} \text{B-I } \textit{odorata}-\text{Plasma} & = 17,5 \quad \text{l-I } \textit{odorata}-\text{Plasma} = 21,7 \text{ bzw. } 23,5 \\ \text{B-I } \textit{Berteriana}-\text{Plasma} & = 24,1 \quad \text{l-I } \textit{Berteriana}-\text{Plasma} = 22,7 \text{ bzw. } 27,0 \end{array}$$

Die Affinitäten sind dann größer, wenn die I-Schläuche *Berteriana*-Plasma haben. Aber für diese wurde nachgewiesen, daß sie schneller wachsen als die I-Schläuche mit *odorata*-Plasma. Demzufolge bestünde die Korrelation: Erhöhung der Affinität — Beschleunigung des Pollenschlauchwachstums.

Die Affinität  $v \cdot odorata$ -Plasma- $v \cdot odorata$ -Plasma = 15,3 ist größer als  $v \cdot Berteriana$ -Plasma- $v \cdot odorata$ -Plasma = 2,9. Aber gerade für diese Kreuzungen mit  $v \cdot I$  *Berteriana*-Plasma ♀ konnte ein relativ langsameres Wachstum der  $v$ -Schläuche mit *odorata*-Plasma nachgewiesen werden; wahrscheinlich wachsen die  $v$ -Schläuche tatsächlich langsamer. Dann hätten wir die Korrelation: Verringerung der Affinität — Verlangsamung des Pollenschlauchwachstums. Es darf aber nicht angenommen werden, daß in den  $v \cdot I$  *Berteriana*-Plasma  $\times$  Typ A-Kreuzungen es deshalb so wenig  $v \cdot v$  und  $v \cdot I$  sind, weil die  $v$ -Schläuche so langsam herunterwachsen, daß die Samenanlagen inzwischen zu alt geworden sind, um noch in größerer Zahl befruchtet zu werden. Die Nachbestäubungskreuzungen haben ja gezeigt, daß die Samenanlagen doch recht lang befruchtungsfähig bleiben. So verlangsamt wird aber das Wachstum nicht sein, daß nicht ausreichend Pollenschläuche bis in den Fruchtknoten herunterwachsen können. Vielmehr können wir annehmen, daß die verminderte Reaktionsfähigkeit der  $v$ -Schläuche sich gleichzeitig in einer Verlangsamung des Pollenschlauchwachstums, eine Erhöhung der Reaktionsfähigkeit bei den I-Schläuchen aber in einer Beschleunigung ausdrückt.

Bei all den besprochenen Kreuzungen hatten die  $v$ -Schläuche *odorata*-Plasma. Da bei den  $B \cdot l$   $\times$   $v \cdot I$ -Kreuzungen die  $v$ -Schläuche, ebenfalls mit *odorata*-Plasma, schneller wachsen, kann bei den  $v \cdot I$  *Berteriana*-Plasma  $\times$  Typ A-Kreuzungen die Verlangsamung des Pollenschlauchwachstums nicht durch das *Berteriana*-Plasma der Mutter bedingt sein. Vielleicht sind es irgendwelche Stoffe, die, bei der  $v \cdot I$  *Berteriana*-Plasma infolge Einlagerung des  $v$ -Komplexes in das fremde Plasma entstanden, das Wachstum der  $v$ -Schläuche verringern.

Jedenfalls müssen zur Klärung der mancherlei Fragen noch weitere Untersuchungen durchgeführt werden. So kann das verschiedene Pollenschlauchwachstum dadurch nachgewiesen werden, daß die Narben gleich langer Griffel von verschiedenen Diplonten, also z. B. der  $B \cdot l$ ,  $v \cdot I$  *odorata*-Plasma,  $v \cdot I$  *Berteriana*-Plasma usw. mit dem Pollen des Typ A *odorata*-Plasma, Typ A *Berteriana*-Plasma, der trisomen Mutante  $v \cdot I$  schm.gez.,  $I \cdot I$  usw. bestäubt werden, und die Zeit ermittelt wird, nach der die Pollenschläuche aus der Schnittfläche austreten. Dann muß sich zeigen, ob die aus den Kreuzungen gezogenen Schlüsse richtig sind.

#### 4. Die Selbstungen der $v \cdot I$ *odorata*-Plasma und *Berteriana*-Plasma.

In der Tabelle 9 sind die Auszählungen der Selbstungen aus verschiedenen Jahren zusammengestellt. Aus ihr ist zu entnehmen, daß die Selbstungen — die Freibestäubungen und die  $v \cdot I$   $\times$   $v \cdot I$ -Kreuzungen sind nichts anderes — der  $v \cdot I$  *Berteriana*-Plasma durchweg besser ansetzen. Wenn die Werte aus den verschiedenen Jahren verschieden sind, so ist das wiederholt gefunden worden. Die Samen der  $v \cdot I$  *Berteriana*-Plasma keimen auch besser. Nur bei  $v \cdot I$  *Berteriana*-Plasma selbst des Jahres 1944 war die Keimung mit 77,9% schlechter als sonst. Dafür sind es hier auch ganz besonders wenig  $I \cdot I$ . Die  $v \cdot v$  sind bei den  $v \cdot I$  *odorata*-Plasma-Selbstungen häufiger. Das ist im Einklang mit dem Befund bei

Tabelle 9.

	Aufz.	gr. Sa %	geschr. Sa %	gr. Pu %	Gekeimt %	Taube Sa %	v·I %	v·v %	I·I %	Abw. %	Sa %	Aus- fall %	Same- aus- dem Jahr
v·I od. Pl. selbst . . .	1	52,7	0,6	4,2	46,6 (88,8)	?	32,3	8,0	(4,0?)	—	44,9	1,7	1944
v·I Ber. Pl. selbst . . .	1	55,3	—	0,4	42,8 (77,9)	?	32,0	1,3	4,9	—	38,2	4,6	
v·I $\times$ v·I (od. Pl.) . . .	1	49,9	0,2	2,8	41,7 (85,5)	?	34,1	4,1	—	—	38,2	3,5	1944
v·I $\times$ v·I (Ber. Pl.) . . .	1	58,4	0,4	0,2	50,4 (87,0)	?	33,2	2,4	11,9	—	47,5	2,9	
v·I od. Pl. frei . . .	3	51,0	0,3	5,0	48,1 (94,7)	?	36,6	8,1	—	0,3	45,0	3,1	1944
v·I Ber. Pl. frei . . .	3	57,3	1,0	1,4	55,5 (96,9)	?	39,5	6,5	7,2	0,2	53,4	2,1	
v·I od. Pl. frei . . .	4	53,9	1,2	1,9	50,2 (93,7)	2,5	45,3	—	0,7	46,0	4,2	1952	
v·I Ber. Pl. frei . . .	4	60,2	0,6	0,7	58,4 (97,4)	1,1	38,1	5,6	8,7	0,1	52,5	5,9	

den v·I  $\times$  Typ A-Kreuzungen. Nach diesen war die Affinität v *odorata*-Plasma – v *odorata*-Plasma = 15,3, v *Berteriana*-Plasma – v *odorata*-Plasma = 2,9. Nun fällt auf, daß bei den v·I *Berteriana*-Plasma  $\times$  v·I *Berteriana*-Plasma-Kreuzungen die v·v mit 2,4% nahezu so häufig sind wie in den v·I *Berteriana*-Plasma  $\times$  Typ A-Kreuzungen. Es müssen also die v-Schläuche rasch genug heruntergewachsen sein, um eine ganz erhebliche Anzahl von v-Samenanlagen vorweg befruchten zu können. Da die v-Schläuche die v-Samenanlagen nur zögernd befruchten und zu diesen eine geringe Affinität haben, würden sie in der Konkurrenz mit gleichzeitig unten ankommenden I-Schläuchen, die von den v-Samenanlagen stark angezogen werden, bestimmt unterliegen. Nun hatten wir aber aus eben besprochenen Kreuzungen den Schluß gezogen, daß das Wachstum der v-Schläuche bei den Kreuzungen der v·I *Berteriana*-Plasma ♀ verlangsamt ist und diese von den I-Schläuchen mit *Berteriana*-Plasma überholt werden können. Davon kann aber bei den Selbststungen der v·I *Berteriana*-Plasma keine Rede sein. Nun hatten aber bei den Kreuzungen mit v·I *Berteriana*-Plasma ♀ die v-Schläuche des eingekreuzten Typ A *odorata*-Plasma; bei den Selbststungen der v·I *Berteriana*-Plasma haben aber diese *Berteriana*-Plasma. Wenn wir annehmen, daß auch bei den v-Schläuchen mit *Berteriana*-Plasma so wie bei den I-Schläuchen mit *Berteriana*-Plasma das Wachstum beschleunigt wird, so würde der Widerspruch erklärt. Die v-Schläuche mit *Berteriana*-Plasma wachsen jetzt eben so schnell, daß sie von den I-Schläuchen, ebenfalls mit *Berteriana*-Plasma, nicht mehr eingeholt werden können. Deshalb konnten bei den Selbststungen 2,4% v·v entstehen. Wenn in den Selbststungen des Jahres 1949 und 1950 6,5 und 5,6% v·v gezählt wurden, so zeigt das wieder, daß Kreuzungen aus verschiedenen Jahren nicht verglichen werden können. Sicher ist, daß die v·v bei den Selbststungen der v·I *odorata*-Plasma häufiger sind. Auf jeden Fall sind es aber zuwenig v·v, als man bei gleicher Wahrscheinlichkeit der Kombinationen der v- und I-Gameten erwarten müßte.

Die I·I sind bei den Selbststungen der v·I *Berteriana*-Plasma gar nicht so selten, bei den Selbststungen der v·I *odorata*-Plasma fehlen sie, weil sie mit *odorata*-Plastiden nicht lebensfähig sind. Zum Teil stecken sie in den nicht gekeimten Samen, die deshalb häufiger sind. Auch sind mehr Samen taub (2,5% bei v·I *odorata*-Plasma frei gegenüber 1,1% bei v·I *Berteriana*-Plasma frei des Jahres

1950). Auch das grobe Pulver und die geschrumpften Samen haben zugenommen. In dem Mehr stecken ebenfalls abgestorbene I·I-Embryonen. Aber auch wenn wir all das berücksichtigen, kommen wir zu keinem so großen Anteil an I·I, wie bei den Selbstungen der v·I *Berteriana*-Plasma. Es müssen bei den Selbstungen der v·I *odorata*-Plasma weniger I·I entstanden sein als bei den Selbstungen der v·I *Berteriana*-Plasma, die deshalb auch besser ansetzen. Wenn wir annehmen, daß der Vorsprung der v-Schläuche bei den Selbstungen der v·I *odorata*-Plasma größer ist als bei den Selbstungen der v·I *Berteriana*-Plasma, wird die unterschiedliche Häufigkeit der v·v und I·I durchaus verständlich.

Wie die v·v, so sind auch die I·I weniger häufig, als man ursprünglich hätte erwarten können. Die v-Schläuche befruchten hauptsächlich die I-Samenanlagen, die I-Schläuche aber die v-Samenanlagen. Da die v-Schläuche schneller herunterwachsen, nur zögernd die v-Samenanlagen aufsuchen und deshalb die I-Samenanlagen bevorzugt befruchten, unterliegen die später herunterwachsenden I-Schläuche in der Konkurrenz um die I-Samenanlagen. Wieviel v·I bzw. I·v, die Eizellsorte jeweils zuerst geschrieben, entstehen, wissen wir nicht. Auch wurden ja nur die Affinitäten der v *odorata*-Plasma bzw. v *Berteriana*-Plasma zu den I-Schläuchen mit *Berteriana*-Plasma ermittelt, aber noch nicht zu den I-Schläuchen mit *odorata*-Plasma. Weiter wurde für die Kreuzungen nur der Typ A *odorata*-Plasma verwendet und nicht auch der Typ A *Berteriana*-Plasma. So kennen wir die Affinität I *Berteriana*-Plasma-v *Berteriana*-Plasma noch nicht (s. Abschnitt III). Das alles wäre aber eine Voraussetzung für eine völlig befriedigende Erklärung. Es ist zu erwarten, daß Kreuzungen mit verschiedenen v·I, bei denen der I-Komplex durch den Tupfungsfaktor *T* oder den Rinnigkeitsfaktor *Ri* markiert ist, uns weiterbringen. In diesem Fall sind ja die v·I und I·v zahlenmäßig zu erfassen. Aber auch so können wir mit Sicherheit sagen, daß bei der Selbstung der v·I selektive Befruchtung vorliegt, allerdings nicht so extrem wie bei den Selbstungen der *Oe. Berteriana* (B·l).

### III. Die Kreuzungen der v·I *odorata*-Plasma ♀ und v·I *Berteriana*-Plasma ♀ mit v·II. Ergänzende Kreuzungen.

Schon bei der Auszählung der im Jahre 1949 aufgezogenen Kreuzungen aus dem Jahre 1944 war zu erkennen, daß es beim Einkreuzen des Typ A *odorata*-Plasma ♂ nur mit v-Pollen immer dann mehr v·v waren, wenn als ♀♀ die v·I *odorata*-Plasma verwendet wurden. Außerdem war vermutet worden, daß die v-Schläuche bevorzugt die I-Samenanlagen befruchten und nur zögernd die v-Samenanlagen. Zur endgültigen Bestätigung dieser Befunde kreuzte KOEPCHEN im Jahre 1949 die beiden v·I, die sich im Plasma unterscheiden, mit der halbheterogamen v·II, bei der durch den Pollen nur der v-Komplex vererbt wird. Sie hat *Berteriana*-Plasma. Die v·II wurde verwendet, weil ihr Pollen besser keimt als der des Typ A. Bezuglich ihrer Entstehung sei auf SCHWEMMLE 1952b, S. 356, verwiesen.

Für die Kreuzungen waren folgende Überlegungen maßgebend. Werden die Narben der beiden v·I reichlich mit Pollen der v·II bestäubt, so werden die v·v in der größtmöglichen Häufigkeit entstehen. Es muß sich dann noch einmal einwandfrei zeigen lassen, daß die Affinität v *odorata*-Plasma-v größer ist als v *Berteriana*-Plasma-v. Wenn die v-Schläuche zuerst die I-Samenanlagen

befruchten und nur zögernd die v-Samenanlagen, so könnten die v·v bei spärlicher Bestäubung immer weniger häufig sein. Das Verhältnis v·v : v·I verschiebt sich dann zugunsten der v·I, so wie das bei den B·l  $\times$  B·II-Kreuzungen, bei denen bei spärlicher Bestäubung keine B·B mehr entstehen, der Fall ist.

Die Narbenschenkel wurden verschieden stark mit Pollen der v·II belegt. Später wurden die Kapseln ausgezählt und dann in 4 Gruppen mit verschieden gutem Samenansatz aufgeteilt. In der Tabelle 10 bedeutet ++ sehr guten, + mittleren, — mäßigen, —— schlechten Samenansatz. Wie der Samenansatz ist, zeigt die nachfolgende Zusammenstellung, bei der für jede Gruppe der höchste und niedrigste Prozentsatz an gr.Sa angegeben ist. In Klammern steht, wieviel Kapseln ausgezählt wurden.

	++	+	-	—
v·I <i>odorata</i> -Plasma $\times$ v·II	57,7—46,2 (17)	45,8—29,3 (15)	28,4—14,4 (21)	13,0—3,5 (17)
v·I <i>Berteriana</i> -Plasma $\times$ v·II	58,7—44,6 (10)	42,2—30,5 (17)	30,1—12,8 (14)	10,3—1,9 (10)

Die Durchschnittswerte sind in der Tabelle 10 angegeben, ebenso die für die geschr.Sa und das gr.Pu. Davon ist in den Parallelkreuzungen nicht viel vorhanden; in manchen Kapseln fehlt es ganz.

Es wurden jeweils mehrere Kreuzungen aufgezogen, z. B. von v·I *odorata*-Plasma  $\times$  v·II ++ acht. Dafür wurden nicht wie sonst die Samen nur der besten Kapseln ausgelegt, sondern auch von solchen mit weniger gutem Samenansatz. Bei den eben genannten Kreuzungen, von denen 17 Kapseln ausgezählt worden waren, wurden die Kapseln 1, 2, 3, 4, 7, 11, 15 und 16 verwendet. Deshalb kann es auch vorkommen, daß der Durchschnittswert für die gr.Sa der für die Aufzuchten verwendeten Kapseln niedriger ist als bei allen ausgezählten Kapseln; so ist das z. B. bei den v·I *odorata*-Plasma  $\times$  v·II +-Kreuzungen. Die prozentualen Anteile der später ausgezählten Formen sind auch niedriger als die sonst ermittelten, damit auch die Affinitäten.

Einschließlich der in der Tabelle 9 angegebenen Selbstungen der v·I des Jahres 1949 und den weiter unten zu besprechenden Nachbestäubungskreuzungen wurden 12741 Keimlinge aufgezogen. Die Befunde, über die jetzt berichtet wird, sind also gut gesichert. Eine Beschreibung der einzelnen Kreuzungen erübrigt sich.

Ta-

	♀	Ausg. Kapseln	gr. Sa %	geschr. Sa %	gr. Pu %	Aufz. %	gr. Sa %
v·I $\times$ v·II ++ . . . .	<i>od. Pl.</i>	17	51,3	0,7	0,2	8	52,5
	<i>Bert. Pl.</i>	10	49,1	0,3	0,1	6	49,5
v·I $\times$ v·II + . . . .	<i>od. Pl.</i>	15	38,8	1,1	0,3	8	36,0
	<i>Bert. Pl.</i>	17	36,0	0,2	0,1	9	36,3
v·I $\times$ v·II — . . . .	<i>od. Pl.</i>	21	20,5	0,4	0,1	6	21,5
	<i>Bert. Pl.</i>	14	23,0	0,2	0,2	7	22,1
v·I $\times$ v·II —— . . . .	<i>od. Pl.</i>	17	5,0	0,2	0,2	6	6,8
	<i>Bert. Pl.</i>	10	5,6	0,1	0,1	5	5,2

Bei den  $v \cdot I \times v \cdot II$  ++ und +-Kreuzungen ist der Samenansatz besser, wenn die  $v \cdot I$  *odorata*-Plasma als ♀ verwendet worden war. Noch deutlicher ist das bei den gleichen Kreuzungen mit 44,9% bzw. 34,5% gr. Sa der Tabelle 11 der Fall. Hier ist der Unterschied mit 99,73% Wahrscheinlichkeit gesichert.

Vergleichen wir zunächst die  $v \cdot I$  *odorata*-Plasma  $\times v \cdot II$ -Kreuzungen untereinander, deren Samen in allen 4 Gruppen gleich gut gekeimt haben, so nehmen die  $v \cdot v$  stärker ab als die  $v \cdot I$ . Bei den  $v \cdot I$  *odorata*-Plasma  $\times v \cdot II$  +-Kreuzungen ist das Verhältnis  $v \cdot v : v \cdot I = 1:1,7$ , bei den  $v \cdot I$  *odorata*-Plasma  $\times v \cdot II$  ——-Kreuzungen aber 1:4,5. Je spärlicher die Bestäubung ist, desto weniger sind es  $v \cdot v$ . Das kann nur so gedeutet werden, daß die v-Schläuche die I-Samenanlagen bevorzugt aufsuchen und nur zögernd die v-Samen. Wäre dem nicht so, dann müßte das bei den  $v \cdot I \times v \cdot II$  +-Kreuzungen festgestellte Verhältnis  $v \cdot v : v \cdot I = 1:1,7$  in allen Kreuzungsgruppen das gleiche sein. Ganz Entsprechendes wurde für die B-B aus den  $B \cdot l \times B \cdot II$ -Kreuzungen gefunden; nur treten bei diesen bei spärlicher Bestäubung überhaupt keine B-B mehr auf. Hier ist die bevorzugte Befruchtung der l-Samenanlagen durch die B-Schläuche noch stärker ausgesprochen als die der I-Samenanlagen durch die v-Schläuche. Deshalb fehlen die B-B bei den Selbstungen der  $B \cdot l$ , nicht aber die  $v \cdot v$  bei den Selbstungen der  $v \cdot I$ . Die gleiche Abnahme haben wir auch bei den  $v \cdot I$  *Berteriana*-Plasma  $\times v \cdot II$ -Kreuzungen. Ist bei den  $v \cdot I \times v \cdot II$  +-Kreuzungen das Verhältnis  $v \cdot v : v \cdot I = 1:2,5$ , so bei den  $v \cdot I \times v \cdot II$  ——-Kreuzungen 1:9,8. Allerdings haben bei 2 von den 5 Kreuzungen die Samen schlecht gekeimt, so daß die durchschnittliche Keimung nur 88,3% ist. In den nicht gekeimten Samen werden hauptsächlich  $v \cdot v$  gesteckt haben. Nehmen wir eine 95%ige Keimung an und ziehen von den so errechneten Keimlingen die gezählten  $v \cdot I$  ab, so würde der Rest den tatsächlichen Anteil der  $v \cdot v$  darstellen. Dann kommen wir zu dem Verhältnis  $v \cdot v : v \cdot I = 1:6,2$ . Dieses fügt sich dem anderen besser ein.

Vergleichen wir nun die  $v \cdot I$ -Kreuzungen von jeder Gruppe miteinander, so sind es immer mehr  $v \cdot v$ , wenn die  $v \cdot I$  *odorata*-Plasma die Mutter war. Das zeigen sowohl die Prozentsätze für die  $v \cdot v$  als auch die Verhältniszahlen. Die Unterschiede sind statistisch gesichert. Weil es bei den Kreuzungen mit  $v \cdot I$  *odorata*-Plasma ♀ mehr  $v \cdot v$  sind, ist der Samenansatz besser, obwohl bemerkenswerterweise die  $v \cdot I$  weniger häufig sind als bei den Kreuzungen mit  $v \cdot I$  *Berteriana*-Plasma.

Tabelle 10.

geschr. Sa %	gr. Pu %	Gekeimt %	$v \cdot v$ %	$I \cdot v$ %	Abw. %	Sa %	Ausfall %	$v \cdot v : I \cdot v$
1,0	0,2	49,2 (94,5)	16,4	27,7	0,4	44,6	4,6	1:1,7
0,3	0,1	46,9 (95,7)	12,6	31,3	0,4	44,3	2,6	1:2,5
0,7	0,4	34,5 (96,8)	9,4	22,3	0,4	32,1	2,4	1:2,4
0,1	0,1	33,9 (94,8)	7,4	24,6	0,2	32,2	1,7	1:3,3
0,6	0,0	20,3 (95,4)	3,7	15,1	0,1	18,9	1,4	1:4,1
0,2	0,3	20,7 (96,6)	2,9	16,9	0,2	20,0	0,7	1:5,8
0,2	0,3	6,3 (95,1)	1,1	4,9	—	6,0	0,3	1:4,5
0,1	0,1	4,5 (88,3)	0,4	3,9	0,1	4,4	0,1	1:9,8

Nehmen wir die prozentuale Häufigkeit in den  $v \cdot I \times v \cdot II + +$ -Kreuzungen als Maß für die Affinitäten, so wären diese:  $I\ odorata$ -Plasma- $v\ Berteriana$ -Plasma = 27,7 und  $I\ Berteriana$ -Plasma- $v\ Berteriana$ -Plasma = 31,3. Die I-Samenanlagen mit *Berteriana*-Plasma ziehen demnach die v-Schläuche mit *Berteriana*-Plasma besser an als die I-Samenanlagen mit *odorata*-Plasma. So ist es auch bei den gleichen Kreuzungen der Tabelle 11. Hier sind die Werte für die  $v \cdot I$  25,1% bzw. 29,3%. Sie sind kleiner als zuvor, aber der charakteristische Unterschied ist wieder vorhanden.

Andererseits sind die  $v \cdot v$  in den  $v \cdot I\ odorata$ -Plasma  $\times v \cdot II + +$ -Kreuzungen mit 16,4% häufiger als in den  $v \cdot I\ Berteriana$ -Plasma  $\times v \cdot II + +$ -Kreuzungen mit 12,6%  $v \cdot v$ . Die Affinität  $v\ odorata$ -Plasma- $v\ Berteriana$ -Plasma ist also höher als die Affinität  $v\ Berteriana$ -Plasma- $v\ Berteriana$ -Plasma. Das zeigen auch die Kreuzungen der Tabelle 11. Hier wurden 17,1% und 9,0%  $v \cdot v$  gezählt. Die Werte für die  $v \cdot I$  und  $v \cdot v$  bei eben diesen Kreuzungen wurden in die Tabelle der Affinitäten (Tabelle 5, S. 326) eingetragen. Sie stehen in der 3. Zeile. Die Werte aus den  $v \cdot I \times v \cdot II$ -Kreuzungen der Tabelle 11 sind eingeklammert. Damit ist es möglich, einen Einfluß des Plasmas bei den v-Schläuchen auf deren Affinität zu den v- und I-Samenanlagen zu ermitteln. In den vergleichbaren Kreuzungen des Jahres 1944 hatten ja die v-Schläuche *odorata*-Plasma, da der Pollen von dem Typ A *odorata*-Plasma stammte, in den  $v \cdot I \times v \cdot II$ -Kreuzungen des Jahres 1949 aber *Berteriana*-Plasma. Allerdings dürfen wir die Affinitäten, in den Kreuzungen aus verschiedenen Jahren ermittelt, nur mit Vorbehalt vergleichen.

Hinsichtlich der Affinität  $v \cdot v$  ist zunächst abzulesen, daß diese größer ist, wenn die v-Samenanlagen *odorata*-Plasma hatten. Diese ziehen also die v-Schläuche besser an, welches Plasma sie auch haben mögen. Aber dieses ist doch auch von Einfluß. Ob die Affinität  $v\ odorata$ -Plasma- $v\ Berteriana$ -Plasma = 16,4 (17,1) größer ist als die Affinität  $v\ odorata$ -Plasma- $v\ odorata$ -Plasma = 15,3, ist fraglich. Der Unterschied ist für eine sichere Unterscheidung zu klein. Sehr viel größer ist er aber, wenn die v-Samenanlagen *Berteriana*-Plasma haben, denn die Affinitäten  $v\ Berteriana$ -Plasma- $v\ Berteriana$ -Plasma = 12,6 (9,0), die Affinität  $v\ Berteriana$ -Plasma- $v\ odorata$ -Plasma aber nur 2,9. Damit würde verständlich, daß es in den Selbstungen der  $v \cdot I\ Berteriana$ -Plasma meist mehr  $v \cdot v$  sind, als man annehmen sollte. Entsprechendes finden wir für die Affinitäten I- $v$ . Haben die I-Samenanlagen *odorata*-Plasma, so ist deren Affinität zu den v-Schläuchen mit *odorata*-Plasma so groß wie zu den v-Schläuchen mit *Berteriana*-Plasma. Anders ist es bei den I-Samenanlagen mit *Berteriana*-Plasma. Es ist die Affinität

Ta-

	♀	Ausg. Kapseln	gr. Sa %	geschr. Sa %	gr. Pu %	Aufz. %	gr. Sa %
$v \cdot I \times v \cdot II \dots \dots \dots$	<i>od.</i> Pl. <i>Bert.</i> Pl.	18 21	44,9 34,5	0,6 0,2	0,2 0,1	6 6	49,2 43,1
$v \cdot I \times l \cdot II \dots \dots \dots$	<i>od.</i> Pl. <i>Bert.</i> Pl.	19 15	25,4 27,4	7,2 0,1	4,5 0,1	6 6	30,1 35,3
$v \cdot I \times v \cdot II \times l \cdot II \dots \dots$	<i>od.</i> Pl. <i>Bert.</i> Pl.	16 14	49,8 45,4	0,8 0,2	0,9 0,1	6 6	53,3 47,7

I *Berteriana*-Plasma - v *odorata*-Plasma = 18,9, I *Berteriana*-Plasma - v *Berteriana*-Plasma aber 31,3 bzw. 29,3. Das würde bedeuten, daß die v-Schläuche mit *Berteriana*-Plasma besser angezogen werden als die v-Schläuche mit *odorata*-Plasma. Das ist auch offensichtlich bei den *l*·v × Typ A-Kreuzungen der Tabelle 7, S. 329, der Fall. Aber hier sind es jeweils mehr *l*·v, wenn die *l*-Samenanlagen *Berteriana*-Plasma haben. Bei den v- und I-Samenanlagen ist von einem solchen Einfluß des Plasmas nichts mit Sicherheit zu erkennen. Bei den B·l × Typ A *odorata* bzw. *Berteriana*-Plasma hinwiederum waren die *l*·v mit 26,1% gleich häufig.

So ist also der Befund, daß die v-Schläuche mit *Berteriana*-Plasma gleich wie die I-Schläuche mit *Berteriana*-Plasma besser angezogen werden, noch nicht völlig gesichert. Es müssen durch gleichzeitig aufgezogene Kreuzungen noch einmal die Affinitäten v-v, v-I, I-v und I-I ermittelt, und der Einfluß des Plasmas der Samenanlagen und der Pollenschläuche auf diese untersucht werden. Das ist umso notwendiger, als man dann erst die Selbstungen der v-I mit verschiedenem Plasma und deren Kreuzungen untereinander richtig erklären kann.

Jedenfalls haben aber die umfangreichen Untersuchungen ergeben, daß die v-v häufiger sind bei den Kreuzungen mit v-I *odorata*-Plasma ♀ als mit v-I *Berteriana*-Plasma ♀, und daß die v-Schläuche bevorzugt die I-Samenanlagen befruchten und nur zögernd die v-Samenanlagen.

Das gleiche ergeben die Kreuzungen der Tabelle 11.

Bei den v-I × v-II-Kreuzungen waren 3 Narbenschinkel reichlich mit Pollen der v-II bestäubt worden. Man hätte annehmen können, daß das ausreichend gewesen wäre. Aber beide Male ist der Samenansatz niedriger als bei den gleichen Kreuzungen der Tabelle 10 und auch bei den Aufzuchten ist es so. Vielleicht ist daran schuld, daß die Kreuzungen im August gemacht wurden, die anderen aber Ende Juli. Jedenfalls haben jetzt auch wieder die Kreuzungen mit v-I *odorata*-Plasma ♀ besser angesetzt; der Unterschied ist statistisch gesichert. In diesen sind die v-v mit 17,1% häufiger, die v-I mit 25,1% dagegen weniger zahlreich als in den Kreuzungen mit v-I *Berteriana*-Plasma, bei denen 9,0% v-v und 29,3% v-I gezählt wurden.

Bei den v-I × l-II-Kreuzungen war die ungetupfte *l*·II verwendet worden. In denen mit v-I *odorata*-Plasma ♀ fehlen die *l*·I; diese sind mit *odorata*-Plastiden nicht lebensfähig. Zwar haben die Samen aus diesen Kreuzungen mit 92,4% etwas schlechter gekeimt als die der Vergleichskreuzungen; aber der Unterschied ist nicht groß. In den ungekeimten, zum Teil wohl tauben Samen werden

Tabelle 11.

geschr. Sa %	gr. Pu %	Gekeimt %	v-v %	I-v %	v-l %	I-l %	Abw. %	Sa %	Aus- fall %
0,9	0,1	47,1 (96,4)	17,1	25,1	—	—	0,4	42,6	4,5
0,2	—	40,7 (94,9)	9,0	29,3	—	—	0,3	38,6	2,1
5,6	7,4	27,6 (92,4)	—	—	21,4	—	—	21,4	6,2
0,2	0,1	34,5 (98,8)	—	—	16,4	17,1	0,1	33,6	0,9
0,6	0,6	51,8 (97,9)	15,5	26,6	3,6	—	0,5	46,2	5,6
0,3	0,2	45,3 (96,2)	9,9	23,8	7,6	0,8	0,8	42,9	2,4

einige  $l \cdot I$  gesteckt haben. Viel können es aber nicht gewesen sein. Deshalb ist es überraschend, daß die  $v \cdot I$  *odorata*-Plasma  $\times l \cdot II$ -Kreuzungen zwar etwas weniger gut angesetzt haben als die mit  $v \cdot I$  *Berteriana*-Plasma; aber da doch die  $l \cdot I$  fehlen, hätte man einen viel größeren Unterschied erwarten können. Bei den  $v \cdot I$  *odorata*-Plasma  $\times l \cdot II$ -Kreuzungen wurden dann 21,4%  $l \cdot v$  gezählt. Da sie mit *odorata*-Plastiden schwächlich sind, haben wir 6,2% Ausfall. In den  $v \cdot I$  *Berteriana*-Plasma  $\times l \cdot II$ -Kreuzungen waren es nur 16,4%  $l \cdot v$ . Die Samen haben gut gekeimt; der Ausfall war gering. Wir können für die Affinität  $v$  *Berteriana*-Plasma- $l$  **16,4** einsetzen. Sie ist viel kleiner als die Affinität  $v$  *odorata*-Plasma- $l$  = **21,4**, oder wenn wir den Ausfall berücksichtigen = 26,7. Der Einfluß des Plasmas der Samenanlagen ist wieder unverkennbar. Die  $v \cdot I \times l \cdot II$ -Kreuzungen waren auch im Jahre 1950 gemacht worden, allerdings mit der getupften  $l \cdot II$ . Die dabei ermittelten Affinitäten  $l \cdot v$  sind aus Tabelle 5, S. 326, ersichtlich, in die auch die obigen Werte (16,4 und 21,4) eingetragen sind (3. Zeile). Auch hier ist die Affinität  $v$  *Berteriana*-Plasma- $l$  niedriger; allerdings ist der Unterschied nicht groß. Wenn beide Werte in diesem Fall viel kleiner sind, so wurde das mit einer gegenseitigen Wachstumshemmung der  $l_T$  und  $l_r$ -Schläuche erklärt. In den  $v \cdot I$  *Berteriana*-Plasma  $\times l \cdot II$ -Kreuzungen der Tabelle 11 wurden dann noch 17,1%  $l \cdot I$  gezählt, also mehr, als der Unterschied bei den  $l \cdot v$  beträgt. Deshalb ist der Samenansatz doch etwas höher. Wie schon erwähnt, fehlen die  $l \cdot I$  in den  $v \cdot I$  *odorata*-Plasma  $\times l \cdot II$ -Kreuzungen. In diesen haben aber geschrumpfte Samen und grobes Pulver, deren Anteil bei den einzelnen Kreuzungen sehr schwankt, erheblich zugenommen. Zusammen machen sie 13,0% aus gegenüber nur 0,3% bei den  $v \cdot I$  *Berteriana*-Plasma  $\times l \cdot II$ -Kreuzungen. Ziehen wir diesen Anteil ab, so kommen wir auf 12,7%  $l \cdot I$ , durch deren Absterben eben das Mehr an geschrumpften Samen und grobem Pulver entsteht. Wenn wir noch die schlechte Keimung berücksichtigen, kommen wir etwa auf **14,7%**  $l \cdot I$ . Das wäre die Affinität  $I$  *odorata*-Plasma- $l$ ; sie ist kleiner als  $I$  *Berteriana*-Plasma- $l$  = **17,1**. Beide sind in die Tabelle 5, S. 326, eingetragen. Der aus späteren Kreuzungen, nämlich denen des Jahres 1950 erhaltene Befund hat sich durch die des Jahres 1949 bei der jetzt erfolgten Auswertung bestätigen lassen.

Bei den  $v \cdot I$  *odorata*-Plasma  $\times v \cdot II \times l \cdot II$ -Kreuzungen, bei denen mit dem Pollen der  $v \cdot II$  vorbestäubt worden war, haben wir den besten Samenansatz. Gezählt wurden dann 26,6%  $v \cdot I$ , also etwa so viel wie in den  $v \cdot I$  *odorata*-Plasma  $\times v \cdot II$ -Kreuzungen. Die  $v$ -Schläuche hatten also einen hinreichend großen Vorsprung, um so viel  $I$ -Samenanlagen zu befruchten, als der Affinität  $I \cdot v$  entspricht.  $l \cdot I$  konnte nicht mehr entstehen, da die Affinität  $I$  *odorata*-Plasma- $l$  nur 14,7 ist. Tatsächlich keimten die Samen sehr gut und geschr. Sa + gr. Pu waren auch nicht häufiger als bei den  $v \cdot I$  *odorata*-Plasma  $\times v \cdot II$ -Kreuzungen. Wenn die  $v \cdot v$  mit 15,5% etwas weniger häufig sind als in den  $v \cdot I$  *odorata*-Plasma  $\times v \cdot II$ -Kreuzungen, so könnte man daraus schließen, daß die  $v$ -Schläuche eben die  $v$ -Samenanlagen zögernd befruchteten und inzwischen die  $l$ -Schläuche herunterwuchsen. Aber der Unterschied ist für eine solche Deutung zu gering. Jedenfalls konnten die  $l$ -Schläuche, die zu den  $v$ -Samenanlagen eine höhere Affinität haben als die  $v$ -Schläuche, noch 3,6%  $v$ -Samenanlagen befruchten. Wenn wir den auch hier durch die schwächeren  $l \cdot v$  bedingten hohen Ausfall berücksichtigen, kommen wir auf etwa 7%  $l \cdot v$ . Zusammen wurden dann 22,5% Samenanlagen befruchtet

( $Sa\ v \cdot v + l \cdot v$ ). Das sind weniger, als der Affinität  $v \cdot l = 26,7$  entspricht. Es wurde aber immer wieder festgestellt, daß die Nachbestäubung sich meist geringer auswirkt, als man erwarten sollte. Das wurde mit dem Altern der Blüten erklärt.

Bei den  $v \cdot I$  *Berteriana*-Plasma  $\times$   $v \cdot II \times l \cdot II$ -Kreuzungen wurden 9,9%  $v \cdot v$  gezählt, also etwas mehr als in den  $v \cdot I$  *Berteriana*-Plasma  $\times$   $v \cdot II$ -Kreuzungen. So waren noch reichlich  $v$ -Samenanlagen für die später herabwachsenden  $l$ -Schläuche bereit. Diese befruchteten noch 7,6%; so viel  $l \cdot v$  wurden gezählt. Zusammen wurden 17,5%  $v$ -Samenanlagen befruchtet, also nur wenig mehr als der Affinität  $v \cdot l = 16,4$  entspricht. Mit solch geringen Differenzen muß man immer rechnen. Da aus der Vorbestäubung die 23,8%  $v \cdot I$  stammen, die Affinität  $I \cdot l$  aber 17,1 ist, hätten keine  $l \cdot I$  mehr auftreten dürfen; 0,8% wurden gezählt. Einige  $l$ -Schläuche haben doch noch die  $v$ -Schläuche überholt.

Bezüglich der in diesem Abschnitt zuvor behandelten Fragen haben die Nachbestäubungskreuzungen nichts Neues ergeben. Bemerkenswert ist der Vergleich mit den  $v \cdot I$  *Berteriana*-Plasma  $\times$  Typ A  $\times l \cdot II$ -Kreuzungen der Tabelle 2, S.312. Bei diesen erfolgte die 2. Bestäubung 26 Std nach der 1. Trotzdem haben die  $l$ -Schläuche die  $v$ -Schläuche hier mit *odorata*-Plasma überholt; das zeigen die hohen Anteile an  $l \cdot v$  und  $l \cdot I$ . Daraus wurde auf ein verlangsamtes Wachstum der  $v$ -Schläuche mit *odorata*-Plasma bei Verwendung der  $v \cdot I$  *Berteriana*-Plasma als ♀ geschlossen. Bei den  $v \cdot I$  *Berteriana*-Plasma  $\times$   $v \cdot II \times l \cdot II$ -Kreuzungen, bei denen die 2. Bestäubung nur 11—15 Std nach der 1. gemacht wurde, ist davon nichts zu merken. Die  $v$ -Schläuche, jetzt mit *Berteriana*-Plasma, müssen so schnell gewachsen sein, daß sie, von wenigen Ausnahmen abgesehen, von den  $l$ -Schläuchen der Nachbestäubung nicht mehr eingeholt werden konnten. Durch das *Berteriana*-Plasma wurde die Wachstumshemmung wieder aufgehoben. In anderen Versuchen, über die noch berichtet wird, hat sich zeigen lassen, daß die  $v$ -Schläuche mit *Berteriana*-Plasma wieder schneller wachsen als die  $I$ -Schläuche mit *Berteriana*-Plasma, obwohl diese schneller sind als die  $I$ -Schläuche mit *odorata*-Plasma.

#### IV. Untersuchungen über den Chemotropismus der Pollenschläuche.

Aus allen seitherigen Versuchen mit *Oenothera* der Sektion *Raimannia* hat sich ergeben, daß die Häufigkeit, mit der in Kreuzungen Komplexheterozygoten entstehen, abhängig ist von der genetischen Konstitution der Eizellen bzw. der Embryosäcke und der der Pollenschläuche. Das nennen wir Affinität. Ein Maß dafür ist die prozentuale Häufigkeit der in den Kreuzungen auftretenden Komplexheterozygoten, bezogen auf den gesamten Kapselinhalt. Diese so ermittelten Affinitäten variieren in Abhängigkeit von den äußeren Bedingungen erheblich. Aber auch die plasmatische Konstitution sowohl der Eizellen als auch der Pollenschläuche ist von Einfluß. Ein und dieselbe Samenanlagensorte hat zu verschiedenen Pollenschlauchsorten ganz verschiedene Affinitäten. Ebenso können die Affinitäten zwischen den verschiedenen Samenanlagensorten und ein und derselben Pollenschlauchsorte recht unterschiedlich sein. Wie wiederholt schon ausgeführt wurde, können alle Befunde am einfachsten mit Chemotropismus erklärt werden. Die genetisch verschiedenen Pollenschläuche reagieren auf die von einer bestimmten Samenanlagensorte ausgeschiedenen chemotropisch wirksamen Stoffe verschieden gut. Andererseits ziehen genetisch verschiedene Samenanlagen eine

Pollenschlauchsorste verschieden gut an. Dazu paßt, was immer wieder gefunden wurde: Ist von einer Samenanlagensorste durch die Pollenschläuche aus einer Vorbestäubung ein der Affinität zu diesen entsprechender Prozentsatz befruchtet worden, so können Schläuche aus einer Nachbestäubung nur dann noch weitere Samenanlagen befruchten, wenn die Affinität zu diesen größer ist, aber auch nur so viel, wie die Differenz der beiden Affinitäten ist. Dabei können noch viele Samenanlagen unbefruchtet bleiben.

Es war aber erwünscht, direkt nachzuweisen, daß die obige Erklärung richtig ist, daß also z. B. die B-Samenanlagen tatsächlich die v-Schläuche nicht anziehen, wohl aber die I-Schläuche. Die Untersuchungen wären vereinfacht gewesen, wenn es eine Form nur mit B-Samenanlagen geben würde; das ist aber nicht der Fall. Es mußte deshalb anders vorgegangen werden. Die *Oenothera Berteriana* (B·l) hat etwa 60% fertile Samenanlagen; davon sind 30% B- und 30% l-Samenanlagen. Die restlichen 40% sind steril und keinesfalls zur chemotropischen Anziehung befähigt. Legt man eine Samenanlage der B·l auf einem geeigneten Nährboden aus, so wissen wir natürlich nicht, ob es eine B-, eine l- oder eine sterile Samenanlage ist. Säen wir um diese Samenanlage Pollen der v·II aus, bei der nur der v-Pollen keimt, so werden vermutlich die v-Schläuche chemotropisch angezogen, sofern die Samenanlage eine l-Samenanlage ist, nicht aber, wenn es eine B-Samenanlage ist. Führen wir den Versuch oft genug aus, so können wir den Prozentsatz an l-Samenanlagen, bezogen auf die Gesamtzahl der Versuche, ermitteln, welche die v-Schläuche anzuziehen imstande sind. Säen wir nun in einer 2. Versuchsreihe I-Pollen aus, so werden die I-Schläuche sowohl von den B- als auch von den l-Samenanlagen chemotropisch angezogen. Der Prozentsatz an positiv zu wertenden Versuchen muß also viel höher sein.

Allerdings stieß die Durchführung der Versuche auf große Schwierigkeiten. Zunächst mußte ein günstiges Kulturmedium gefunden werden, auf dem die Pollenkörner gut keimen und die Schläuche hinreichend lang werden, um das Zuwachsen auf die Samenanlage hin feststellen zu können. Am besten geeignet war eine Rohrzuckergelatine, bestehend aus 5% handelsüblicher Gelatine, 8% Rohrzucker, 0,04% Borsäure und  $0,5 \times 10^{-5}$  g Aneurin je Kubikzentimeter. Auf dieser keimte der Pollen am besten und die Schläuche wurden 3—4 mm lang, gelegentlich auch noch länger. Trotz mannigfacher Bemühungen gelang es nicht, zu verhindern, daß die Schläuche in der Mehrzahl am Ende platzten.

Die Keimung der Pollen war je nach der genetischen Konstitution der Pflanzen recht unterschiedlich. Am besten, nämlich zu 95,8%, keimte der Pollen der I·I. Bei der v·II waren es 72,2%, bei dem Typ A, ebenfalls mit v-Pollen, aber nur noch 58,9%. Deshalb wurde der Pollen der v·II für die Versuche verwendet. Bei der B·II war die Pollenkeimung 70,7%, bei der hl·hl 85,3%.

Die Versuche wurden folgendermaßen durchgeführt: Auf Objektträger mit einer dünnen Schicht des Nährsubstrates wurden Samenanlagen voll aufgeblühter, zuvor entnarbter Blüten einzeln ausgelegt. Die Objektträger wurden auf Glassstäbe in Petrischalen mit etwas Wasser gelegt. Diese kamen dann für 20 Std in einen Thermostaten mit 25° C. Dadurch sollte eine Anreicherung der mutmaßlich von den Samenanlagen ausgeschiedenen chemotropisch wirksamen Stoffe erreicht werden. Hernach wurde der Pollen im Abstand von etwa 2 mm kreisförmig um die Samenanlagen ausgelegt. Die Objektträger kamen dann für

weitere 10 Std wieder in den Thermostaten. Dann erfolgte die Auswertung. Sofern bei einem Versuch (eine Samenanlage + Pollen) der Pollen nicht gut genug gekeimt hatte, die Schläuche zu kurz oder vorzeitig geplatzt waren, blieb dieser unberücksichtigt. Als positiv (+) wurden nur solche Versuche gewertet, bei denen eindeutig ein Hinwachsen der Schläuche auf die Samenanlage festzustellen war. Hernach wurde der Prozentsatz der + - Versuche, bezogen auf alle, = 100% berechnet. Gewiß hat die angewandte Methode ihre Mängel, aber es gibt noch keine bessere. Deshalb wurden möglichst viele Versuche gemacht, um zu brauchbaren Durchschnittswerten zu kommen.

Tabelle 12.

Samen-anlagen von	Pollen von	Samenanlagen	Pollen	Zahl der Versuche	% +	% + nach Abzug von 20,4 %	Kreuzung	gr. Sa
								%
B·l	I·I	B und l	I	683	61,6	41,2	B·l × I·I	38,2
B·l	v·II	B und l	v	661	38,8	18,4	B·l × Typ A	16,1
v·I	I·I	v und I	I	718	61,4	41,0	v·I × I·I	38,6
v·I	B·II	v und I	B	643	53,5	33,1	v·I × B·II	25,7
v·I	hl·hl	v und I	hl	651	38,4	18,0	v·I × hl·hl	1,4
v·I	I·I	v und I	I	629	39,1	18,7		
		Sandkorn	I	676	20,4	—		

In der Tabelle 12 sind die Ergebnisse aller Versuche zusammengestellt. In den beiden ersten Spalten stehen die Formen, von denen die Samenanlagen bzw. der Pollen genommen wurden; in der 3. Spalte ist die genetische Konstitution der fertilen Samenanlagen angegeben, in der 4. die des Pollens. In der Begründung ist das mit B·l + I z. B. ausgedrückt. Aus der 5. Spalte ist zu entnehmen, wieviele Samenanlagen insgesamt einzeln ausgelegt wurden, also die Zahl der Versuche, in der 6. wie viele in Prozent + - Versuche waren. Es ergab sich bald, daß auch Schläuche zur Mitte wuchsen, ohne chemotropisch angezogen zu sein, einfach deshalb, weil die durch die Austrittsstelle anfänglich festgelegte Wachstumsrichtung beibehalten wurde. Um zu ermitteln, wie häufig ein solcher vorgetäuscher + - Chemotropismus ist, wurde statt der Samenanlage ein Körnchen eines mehrfach sorgfältig gewaschenen Sandes ausgelegt. In 20,4% von 676 Versuchen wuchsen die Schläuche auf das Sandkörnchen zu (letzte Zeile der Tabelle). Auch bei den Versuchen mit Samenanlagen wird es so sein. Deshalb wurde bei diesen der festgestellte Prozentsatz um 20,4% erniedrigt. Die so erhaltenen Zahlen stehen in der Spalte 7. Auf sie beziehen sich die nachfolgenden Ausführungen. In den letzten beiden Spalten ist der Samenansatz in Prozent, bezogen auf den ganzen Kapselinhalt, bei den entsprechenden Kreuzungen angegeben.

Bei den B·l + I - Versuchen waren 41,2% positiv, bei den B·l + v - Versuchen nur 18,4%, weil die v - Schläuche von den B - Schläuchen nicht angezogen werden. Anders ist der große Unterschied gar nicht zu verstehen. Damit ist gezeigt, daß eben deshalb die in den Kreuzungsversuchen ermittelte Affinität B - v = 0 ist.

Vergleichsweise ist der Gehalt an großen Samen bei den entsprechenden Kreuzungen angegeben. Die Übereinstimmung ist überraschend gut. Bei den  $B \cdot l \times I \cdot I$ -Kreuzungen sind es so viel große Samen als der Summe der Affinitäten  $B \cdot I$  und  $l \cdot I$  entspricht, nämlich 38,2. Etwa den gleichen Betrag haben wir bei den  $B \cdot l + I$ -Versuchen. Bei den  $B \cdot l \times$  Typ A-Kreuzungen wurden 16,1% gr.Sa gezählt. Da die  $B \cdot v$  nicht entstehen, ist die Affinität  $l \cdot v = 16,1$ . Bei den  $B \cdot l + v$ -Versuchen sind 18,4% positiv. Es haben also 18,4% aller ausgelegten Samenanlagen die v-Schläuche angezogen, offenbar nur die l-Samenanlagen, also so viel wie in den vergleichbaren Kreuzungen. Auch hier können wir eine Übereinstimmung der durch die Kreuzungen ermittelten Affinität  $l \cdot v$  mit der Stärke, mit der die l-Samenanlagen die v-Schläuche anziehen, feststellen.

Es wurden auch Versuche mit Samenanlagen der *Oe. odorata* (v·I) durchgeführt. Bei den  $v \cdot I + I$ -Versuchen waren 41,0% positiv. Der Samenansatz von 5  $v \cdot I$  *Berteriana*-Plasma  $\times I \cdot I$ -Kreuzungen ist 38,6%. Diese mußten deshalb zum Vergleich herangezogen werden, weil bei den  $v \cdot I$  *odorata*-Plasma  $\times I \cdot I$ -Kreuzungen die I·I nicht lebensfähig sind und in den nicht keimenden Samen, aber auch in den geschr.Sa und dem gr.Pu stecken. Bei den  $v \cdot I + B$ -Versuchen sind 31,1% positiv. Der Unterschied gegenüber den  $v \cdot I + I$ -Versuchen ist deshalb nicht so groß, weil ja die v-Samenanlagen die B-Schläuche chemotropisch anziehen, denn in den  $v \cdot I \times B \cdot II$ -Kreuzungen mit 25,7% gr.Sa treten ja die B·v auf. Bei den  $v \cdot I \times hl \cdot hl$ -Kreuzungen wurden nur 1,4% gr.Sa gezählt. Daraus war geschlossen worden, daß die v- und I-Samenanlagen die hl-Schläuche schlecht anziehen. Tatsächlich waren von den  $v \cdot I + hl$ -Versuchen nur 18,0% positiv. Aber hier ist der Unterschied gegenüber dem Samenansatz in den entsprechenden Kreuzungen auffallend groß. Es müssen demzufolge andere, noch unbekannte Faktoren bei den Kreuzungen den Samenansatz herabdrücken.

Durch die seither besprochenen Versuche ist gezeigt worden, daß die B-Samenanlagen die v-Schläuche nicht anziehen, wohl aber die I-Schläuche, weiterhin, daß die I-, B- und hl-Schläuche auf die von den v- und I-Samenanlagen ausgeschiedenen chemotropisch wirksamen Stoffe verschieden gut reagieren. Anders ist der Abfall von 41,0% auf 18,0% bei den Versuchen mit Samenanlagen der v·I nicht zu verstehen.

Bei allen jetzt besprochenen Versuchen waren die Samenanlagen 20 Std vor dem Aussäen der Pollenkörner ausgelegt worden. In dieser Zeit wurden von diesen hinreichend Stoffe ausgeschieden, um die Schläuche so anzuziehen wie in den vergleichbaren Kreuzungen. Wenn diese Deutung richtig ist, so werden in weniger als 20 Std auch weniger Stoffe ausgeschieden, und die chemotropische Anziehung der Schläuche muß schlechter sein. Um dies zu prüfen, wurden Samenanlagen der v·I ausgelegt und gleich darauf Pollen der I·I darum herum ausgesät. Die Objektträger kamen dann wieder für 10 Std in den Thermostaten. Das Ergebnis dieser Sofortversuche ist aus der vorletzten Zeile der Tabelle 12 zu entnehmen. Jetzt waren von 629  $v \cdot I + I$ -Versuchen nur 18,7% + gegenüber 41,0% bei den  $v \cdot I + I$ -Versuchen, bei denen der Pollen erst 20 Std später ausgesät worden war. Der große Unterschied läßt sich nur damit erklären, daß in den Sofortversuchen weniger chemotropisch wirksame Stoffe ausgeschieden und deshalb die I-Schläuche schlechter angezogen wurden.

Schon CORRENS hatte nachgewiesen, daß die Samenanlagen von *Primula acaulis* die Pollenschläuche chemotropisch anziehen. Ebenso konnte LIDFORSS an einer ganzen Reihe von Objekten das gleiche finden, desgleichen MYOSHI und TOKUGAWA. GEERTS stellte fest, daß in sterile Samenanlagen von *Oenotheren* niemals Schläuche einwachsen; demnach würden nur die fertilen imstande sein, die Schläuche chemotropisch anzuziehen. Das gleiche wurde bei den obigen Versuchen gefunden. Dagegen zogen bei den Versuchen von KAIENBURG die Pollenschläuche von *Oenotheren*, die zuvor einen Griffel durchwachsen hatten und aus der Schnittfläche auf eine Agarschicht oder Narbenschleim austraten, an isolierten Samenanlagen vorbei, auch wenn sie dicht an der Mikropyle vorbeikamen. Dieser negative Befund wird damit zu erklären sein, daß Agar ein ungeeignetes Substrat ist; das hatte sich bei Vorversuchen ergeben, weswegen dann Gelatine verwendet wurde. Im Narbenschleim kommen möglicherweise die von der Samenanlage ausgeschiedenen Stoffe nicht zur Wirkung. Übrigens weist auch KAIENBURG darauf hin, daß durch den negativen Befund ihrer Versuche das Fehlen einer chemotropischen Anziehung noch nicht erwiesen ist. MYOSHI injizierte Blätter von *Tradescantia* mit Zuckerlösungen. Die Pollenschläuche verschiedener *Oenotheren* wuchsen auf die Spaltöffnungen zu und zum Teil in diese hinein. LIDFORSS fand eine entsprechende Wirkung bei Proteinstoffen. Er unterscheidet Proteo- und Saccharotropismus. Nach ihm sind die die Pollenschläuche anziehenden Stoffe nicht artspezifisch; außerdem reagiert ein und dieselbe Pollenschlauchsorte auf mehrere chemotropisch wirksame Stoffe. Die Untersuchungen an *Oenotheren* mit den fein abgestuften Affinitäten haben aber ergeben, daß die Verhältnisse viel verwickelter sind. Die seither erhaltenen Befunde ließen sich am einfachsten damit erklären, daß die Samenanlagen entsprechend der genetischen Konstitution der Eizellen spezifisch chemotropisch wirksame Stoffe produzieren, auf die die verschiedenen Pollenschlauchsorten je nach ihrer genetischen Konstitution verschieden gut reagieren. Die Menge der von den Samenanlagen produzierten Stoffe wird von Außenbedingungen abhängig sein. Deshalb können Kreuzungen ganz allgemein in aufeinanderfolgenden Jahren ganz verschieden gut ansetzen.

### Zusammenfassung.

Zur Ermittlung eines möglichen Einflusses des Plasmas auf die Affinität zwischen Samenanlagen und Pollenschläuchen wurden Parallelkreuzungen mit der *Oenothera odorata* (v·I) und mit einer *Oe. odorata*, die das Plasma der *Oe. Berteriana* (B·l) besitzt, hergestellt. Folgende Ergebnisse wurden erhalten:

1. Die v-Samenanlagen mit *odorata*-Plasma ziehen die B-, l-, v-, ha- und hsc-Schläuche besser an als die v-Samenanlagen mit *Berteriana*-Plasma.
2. Die I-Samenanlagen mit *odorata*-Plasma ziehen die B-, l-, ha- und hlc-Schläuche, vielleicht auch die I- und hsc-Schläuche, weniger gut an als die I-Samenanlagen mit *Berteriana*-Plasma.
3. Die Affinitäten der v-Samenanlagen zu den I-Schläuchen und der I-Samenanlagen zu den v-Schläuchen sind immer dann am größten, wenn beide Partner dasselbe Plasma haben.
4. Die l-Samenanlagen mit *odorata*-Plasma ziehen die v-Schläuche weniger an als die l-Samenanlagen mit *Berteriana*-Plasma.

5. Auch das Plasma der Pollenschläuche ist von Einfluß auf die Affinität. Die v-, I- und l-Samenanlagen ziehen die v-Schläuche mit *Berteriana*-Plasma besser an als die v-Schläuche mit *odorata*-Plasma.

Weiter ergab sich aus den Kreuzungen, daß auch das Wachstum der Pollenschläuche im Griffel vom Plasma abhängen kann:

6. Die I-Schläuche mit *odorata*-Plasma wachsen langsamer als die I-Schläuche mit *Berteriana*-Plasma.

7. Die v-Schläuche mit *odorata*-Plasma wachsen in Griffeln der v·I mit *Berteriana*-Plasma langsamer als die I-Schläuche. Haben die v-Schläuche aber *Berteriana*-Plasma, so wachsen sie wieder schneller als die I-Schläuche, so wie das auch bei den v- und I-Schläuchen mit *odorata*-Plasma der Fall ist.

Durch eigens angestellte Versuche konnte gezeigt werden, daß

8. bei den Selbstungen der *Oe. odorata* (v·I) die v-Schläuche bevorzugt die I-Samenanlagen und nur zögernd die v-Samenanlagen befruchten.

Unter Berücksichtigung der Affinitäten und des Pollenschlauchwachstums ergeben sich für die Selbstung der *Oe. odorata* folgende Beziehungen:

9. Die v-Schläuche wachsen schneller als die I-Schläuche; sie befruchten vorzugsweise die I-Samenanlagen (I·v), außerdem aber auch einige v-Samenanlagen (v·v). Die später ankommenden I-Schläuche können nur noch wenige I-Samenanlagen befruchten (I·I), aber entsprechend ihrer Affinität zu den v-Samenanlagen von diesen noch viele (v·I).

10. Bei der Selbstung der *Oe. odorata* mit *Berteriana*-Plasma ist der Vorsprung der v-Schläuche gegenüber den I-Schläuchen geringer; deshalb werden weniger v·v und mehr I·I als bei der Selbstung der *Oe. odorata* mit *odorata*-Plasma gebildet.

11. Durch Chemotropieversuche mit isolierten Samenanlagen und verschiedenen Pollenschlauchsorten wurde nachgewiesen, daß die Stärke der chemotropischen Anziehung den aus vergleichbaren Kreuzungen ermittelten Affinitäten entspricht. Insbesondere konnte gezeigt werden, daß die B-Samenanlagen die v-Schläuche nicht anziehen, wohl aber die v-Samenanlagen die B-Schläuche. Deshalb fehlen die B·v in den B·l × v·I-Kreuzungen.

### Literatur.

CORRENS, C.: Kulturversuche mit dem Pollen von *Primula acaulis* LAM. Ber. dtsch. bot. Ges. **7**, 265 (1899). — GEERTS, J. M.: Beiträge zur Kenntnis der Zytologie und partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. Rec. Trav. bot. néerl. **5**, 93 (1908). — KAIENBURG, A.: Zur Kenntnis der Pollenplastiden und der Pollenschlauchleitung bei einigen Oenotheraceen. Planta (Berl.) **38**, 377 (1950). — LIDFORSS, B.: Über den Chemotropismus der Pollenschläuche. Ber. dtsch. bot. Ges. **17**, 236 (1899a). — Untersuchungen über die Reizbewegungen der Pollenschläuche. I. Chemotropismus. Z. Bot. **1**, 443 (1909). — MIYOSHI: Über Reizbewegungen der Pollenschläuche. Flora (Jena) **78**, 76 (1894). — RENNER, O., u. PREUSS-HERZOG: Der Weg der Pollenschläuche im Fruchtknoten der Oenotheren. Flora (Jena) **136**, 215 (1942/43). — SCHWEMMLE, J.: Gibt es eine selektive Befruchtung? II. Biol. Zbl. **70**, 193 (1951). — Selektive Befruchtung als Erklärung unerwarteter Kreuzungsergebnisse. Biol. Zbl. **71**, 353 (1952). — Der Einfluß des Plasmas auf die Affinität zwischen Samenanlagen und Pollenschläuchen. Biol. Zbl. **71**, 487 (1952). — TOKUGAWA, Y.: Zur Physiologie des Pollens. J. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo **5**, 35 (1914).

Prof. Dr. J. SCHWEMMLE, Botanisches Institut der Universität Erlangen.

Aus dem Institut für Allgemeine Biologie der Universität Wien.

VERERBUNGSSTUDIEN AN *APHIOCHAETA XANTHINA* SPEIS  
(*PHORIDAE*).

Von  
H. ONDRASCHEK.

(*Ein eingegangen am 23. Februar 1953.*)

G. BERTANI hat 1946 in Neapel eine Art der Gattung *Aphiochaeta* (*Phoridae*) in Kultur genommen, die von Herrn Dr. E. SÉGUY in Paris in dankenswerter Weise als *Aphiochaeta xanthina* SPEISER bestimmt wurde. Er hat eine spontane Mutante „*occhi chiari, oc*“ gefunden und in einigen Versuchen gezeigt, daß der Erbgang dieses Gens wahrscheinlich partiell geschlechtsgebunden ist. Weiters hat er die grundlegenden cytologischen Eigenschaften der Art aufgeklärt. Der weitere Ausbau dieser Arbeit erfolgte in Wien durch die Verfasserin.

*Das Verhalten von Aphiochaeta in Kultur.*

*Aphiochaeta xanthina* ist in Neapel häufig und lebt dort unter sehr ähnlichen ökologischen Bedingungen wie *Drosophila melanogaster*. Die Art scheint im warmen Mittelmeergebiet verbreitet zu sein, jedoch bis Norditalien nicht mehr vorzudringen.

Die Kultur von *Aphiochaeta* gelingt leicht auf gewöhnlichem *Drosophila*-Nährboden. Sie bevorzugt einen stärkeren Gehalt des Nährbodens an Proteinen und kann sogar auf Fleisch-Bouillonagar gezüchtet werden. Es ist daher günstig, wenn bei Zucht auf *Drosophila*-Nährboden nach dem Erscheinen der jungen Larven reichlich Hefe zugesetzt wird. Die beim Altern des Nährbodens eintretenden Fäulnisprozesse sind für die Entwicklung von *Aphiochaeta* nicht ungünstig. Es kommt daher oft vor, daß sich in alten Kulturgläsern eine 2. Generation sehr reichlich entwickelt. In überalterten Kulturen erfolgt oft ein selektives Absterben des einen oder anderen Geschlechtes, so daß ausschließlich Weibchen oder ausschließlich Männchen übrigbleiben. Die Gläser mit rein männlicher Besetzung zeigten stets einen viel stärkeren Grad von Ansäuerung als die mit ganz oder vorwiegend weiblicher Besetzung. Vielleicht sind aber noch andere physiologische Faktoren an diesem Phänomen beteiligt. Die optimale Temperatur beträgt in der Kultur 27° C, eine vorübergehende Erhöhung der Temperatur bis 30° C wird ohne Schaden ertragen. Bei 23° C erfolgt die Entwicklung schon sehr langsam und die Fertilität ist stark herabgesetzt, vor allem durch Schwinden der Paarungsbereitschaft. Bei 21° C unterbleibt die Verpuppung der Larven, unter 20° C sterben die jungen Larven ab und die Imagines verhalten sich passiv, ohne zu kopulieren. Bei dichter Aufstellung der Kulturgläser im Thermostat bei 27° C kann leicht eine starke Sauerstoffzehrung eintreten. Diese schädigt die Larven nicht, hat aber zur Folge, daß die erwachsenen Larven in großer Menge durch die Wattestöpsel ausbrechen und sich außerhalb der Gläser verpuppen. Wenn man den Thermostat nicht überfüllt und für gute Durchlüftung sorgt, kann man diesen Übelstand vermeiden. Wenn die Gläser nicht zu stark besetzt sind und optimale Kultur- und Temperaturbedingungen herrschen, schlüpfen alle Puppen ohne Verluste. Es scheinen jedoch auch bei optimalen Bedingungen nicht alle Imagines fertil oder kopulationsfreudig zu sein. Dies erschwert die Inzucht in Einpärchenkulturen, die oft ohne Nachkommen bleiben. Es ist möglich, daß die Kopulationsbereitschaft erst bei Anwesenheit mehrerer Weibchen und Männchen geweckt wird. Die Kulturgläser dürfen nicht zu klein sein, da bei Einschränkung der Bewegungsfreiheit die Kopula unterbleibt.

Bei 27° C dauert die Embryonalentwicklung nach der Ablage des Eies 22 bis 24 Std. Die Entwicklung im Larvenstadium dauert 9—11 Tage, die Puppenruhe durchschnittlich 10 Tage. Männliche und weibliche Larven sind nur an einem geringfügigen Größenunterschied der Gonadenanlagen zu unterscheiden. Da diese aber leicht zerfließen und daher schwer zu präparieren sind, ist die Unterscheidung recht erschwert. Die weiblichen Imagines sind bereits 17—20 Std nach dem Schlüpfen empfängnisfähig, zu einer Zeit, da die endgültige Erhärtung und Pigmentierung des Chitinpanzers noch nicht vollendet ist, die Flügel jedoch schon entfaltet sind. Die Männchen kopulieren jedoch erst am 4. Tag nach dem Schlüpfen. Es ist kein eigentliches Paarungsspiel vorhanden wie bei *Drosophila*. Der Kopula geht nur eine kurze Verfolgung des Weibchens durch das Männchen voraus. Die Kopula dauert nur eine bis wenige Sekunden, während welcher Zeit das Männchen auf dem Rücken des Weibchens sitzt. Sie ist daher nur schwer zu beobachten. Einige Untersuchungen zeigten, daß schon nach der ersten so kurzen Verbindung eine Insemination stattgefunden hatte. Die Kopula ist vom Licht völlig unabhängig. Imagines und Larven zeigen positive Phototaxis. Die Eiablage beginnt 2—3 Tage nach der Insemination und wird bis zu einem Weibchenalter von 4 Wochen fortgesetzt. Die Lebensdauer der Imagines beträgt unter Umständen 7—8 Wochen, doch sind die älteren Tiere nicht mehr fertil. Die Imagines sind sehr agil und sind fast dauernd laufend und springend in Bewegung, sind jedoch keine guten Flieger.

#### *Mutationen von Aphiochaeta.*

Die rezessive Mutante „*occhi chiari*, *oc*“ trat spontan in einem Wildstamm auf. Im weiteren Verlauf der Untersuchung wurde ihr Auftreten in den Kulturen des Wildstammes noch wiederholt während einer Beobachtungszeit von 4 Jahren festgestellt. Um zu entscheiden, ob dies nicht auf dem Vorhandensein des rezessiven Allels *oc* im Ausgangsmaterial beruhe, wurden 2mal vom Wildstamm durch Inzucht Linien abgeleitet, die nachweisbar homozygot im Normalallel waren. Doch auch in diesen trat *occhi chiari* mehrmals auf. Es scheint sich also um einen Mutationsschritt mit einer relativ hohen Mutationsrate zu handeln. Eine Rückmutation zum Normalallel wurde nicht beobachtet.

Das Merkmal *occhi chiari* äußert sich hauptsächlich in einer helleren Farbe der Augen. Während bei älteren normalen Tieren die Augen tief dunkelbraun sind, zeigen *oc*-Homozygoten hellbraune Augen mit Gelbstich. Da bei *Aphiochaeta* die Augen nach dem Schlüpfen der Imagines noch sehr hell sind und beim Altern erst allmählich nachdunkeln, ist eine sichere Unterscheidung der Mutante vom Normaltyp nur beim Vergleich von ungefähr gleich alten Tieren möglich. Die Ocellen, die beim Wildstamm schwarzbraun sind, sind bei *oc*-Homozygoten hellbraun bis gelb. Die Malpighi-Gefäße der Larven und Imagines von *oc*-Homozygoten sind weiß statt der normalen gelblichen Farbe. Die Fertilität der Mutante ist deutlich geringer als beim Normalstamm und die Imagines sind bedeutend empfindlicher gegen Kälte. Drei gelungene Versuche G. BERTANIS, die Augen-Imaginalscheiben von *oc*/*oc*-Tieren in normale Wirte, 2 Weibchen und 1 Männchen, zu übertragen, zeigten, daß die Farbe der Augen sich nach der Herkunft, nicht aber nach dem Wirt richtete.

Die Mutante *occhi chiari* wurde ursprünglich in 2 verschiedenen erbfesten Stämmen isoliert. In dem einen zeigten Weibchen und Männchen das Merkmal der hellen Augen, in dem anderen nur die Weibchen, während die Männchen stets normal waren. In dem letzteren Stamm traten nur sehr wenige Ausnahmetiere auf in Form von normalen Weibchen und helläugigen Männchen. Diese Beobachtungen legten die Vermutung nahe, daß es sich um ein partiell geschlechtsgebundenes Merkmal handelt, dessen Gen im X- und im Y-Chromosom in homologer Lagerung vorhanden ist, und daß im Männchen ein cross-over zwischen dem X- und dem Y-Chromosom möglich ist. Die folgenden Versuche bestätigten diese Annahme.

Die Kreuzung *oc/oc*-Weibchen  $\times$  Wildmännchen ergab in der  $F_1$ -Generation nur normale Tiere. Die  $F_2$ -Generation zeigte:

	Normal	Helle Augen	Summe
Weibchen . . . . .	201	182	383
Männchen . . . . .	405	—	405
Summe . . . . .	606	182	788
$m = \pm 1,5$ . . . . .	76,6%	23,4%	

Die Rückkreuzung der heterozygoten Weibchen der  $F_1$ -Generation des ersten Versuches mit *oc/oc*-Männchen ergab:

	Normal	Helle Augen	Summe
Weibchen . . . . .	382	354	736
Männchen . . . . .	406	388	794
Summe . . . . .	788	742	1530
$m = \pm 1,27$ . . . . .	51,5%	48,5%	

Die reziproke Kreuzung Wildweibchen  $\times$  *oc/oc*-Männchen ergab in der  $F_1$ -Generation durchwegs normale Tiere, in der  $F_2$ -Generation:

	Normal	Helle Augen	Summe
Weibchen . . . . .	527	2	529
Männchen . . . . .	259	246	505
Summe . . . . .	786	248	1034
$m = \pm 1,32$ . . . . .	76,0%	24,0%	

Diese Kreuzungen zeigen, daß es sich bei der Vererbung der hellen Augenfarbe um ein monomeres, rezessives Erbmerkmal handelt. Die Abweichungen der Verhältniszahlen von dem Verhältnis 3:1 bzw. 1:1 fallen innerhalb der Fehlergrenzen. Daß die Abweichungen immer zuungunsten der Mutanten erfolgen, dürfte auf deren geringere Vitalität in der Konkurrenz der  $F_2$ -Generation beruhen. Die Abweichungen vom Geschlechtsverhältnis 1:1 in den obigen Versuchen streuen nach beiden Richtungen und sind auch sonst bei *Aphiochaeta* die Regel. Der Erbgang ist der für die partiell geschlechtsgebundene Vererbung typische. Die 2 Ausnahmeweibchen im letzten Versuch sind durch ein cross-over zwischen X- und Y-Chromosom in den heterozygoten Männchen der  $F_1$

Generation zu erklären. Um das Ausmaß dieses Austausches zu prüfen, wurden *oc/oc*-Weibchen mit den heterozygoten Männchen der  $F_1$ -Generation des ersten Versuches gekreuzt, die im Y-Chromosom das Normalallel führten. Das Resultat war:

	Weibchen <i>oc/oc</i>	Männchen <i>oc/oc</i> <sup>+</sup>	Weibchen <i>oc/oc</i> <sup>+</sup>	Männchen <i>oc/oc</i>	Summe
	928	992	9	13	1942
Summe <i>m</i> = $\pm 0,25$		1920 98,87 %		22 1,13 %	1942

Der Austausch im Männchen zwischen dem Genort von *oc* und dem geschlechtsbestimmenden Anteil des Y-Chromosoms erfolgte also mit einer Häufigkeit von  $1,13 \pm 0,25\%$ .

Eine andere Mutante „*yellow*, *y*“ ist nur einmal spontan in der Kultur des Wildstammes aufgetreten. Die Körperfarbe ist gelb durch Aufhellung der gesamten Pigmentierung, die beim Wildtypus fast schwarzen Borsten sind hellbraun gefärbt. Schon beim Schläpfen lassen sich die *y*-Homozygoten durch ihre viel hellere Körperfarbe gut von normalen Tieren unterscheiden und dieser Unterschied bleibt auch beim Nachdunkeln der Pigmentierung durch das Altern erhalten. Die Augen und die Ocellen weisen bei „*yellow*“ die gleiche hellbraune Farbe und das gleiche Verhalten auf wie bei der Mutante „*occhi chiari*“. Die Malpighi-Gefäße der Larven und Imagines sind jedoch gelblich wie beim Wildstamm. Wiederholte Versuche, die Merkmale der Körper- und der Augenfarbe nach Kreuzung mit dem Normalstamm zu trennen, blieben erfolglos. Es ist also wohl sicher, daß es sich um einen monomer bedingten Komplex handelt. Die anatomische Grundlage für die Aufhellung der Augenfarbe ist bei den Mutanten „*yellow*“ und „*occhi chiari*“ nicht die gleiche. Die Augen wurden in absolutem Alkohol fixiert, da die Pigmente wasserlöslich sind, und in Paraffin in 10—15 $\mu$  dicke Längsschnitte zerlegt. Beim Wildtypus ist die Augenfarbe durch ein grobkörniges, schwarzbraunes Pigment bewirkt, das vor allem in den an die Kristallkegel anschließenden Iris-Pigmentzellen in großer Menge vorhanden ist, in etwas geringerer Menge auch in den Retinula-Pigmentzellen und den Nebenpigmentzellen an ihrer Basis. Bei *oc/oc*-Tieren scheint die Qualität des Pigmentes nicht verändert zu sein, nur seine Quantität ist bedeutend herabgesetzt, so daß die Retinula- und Nebenpigmentzellen fast ganz farbstofffrei sind. Bei *y/y*-Tieren erscheinen die Pigmentkörnchen braunrot, es scheint also eine qualitative Veränderung des Farbstoffs eingetreten zu sein, bzw. eine Verschiebung in seiner Zusammensetzung aus verschiedenen Komponenten. Dieses braunrote Pigment ist in etwas geringerer Menge vorhanden, als das schwarzbraune im Wildstamm, gehäuft in den Iris-Pigmentzellen und an der Basis der Retinula. Trotz der phänotypischen Gleichheit der Augenfarbe bei *oc/oc* und *y/y* beruht ihre Bewirkung auf einer verschiedenen Grundlage.

Das Allel „*y*“ zeigt einen einfach rezessiven, autosomalen Erbgang, wie mehrere Kreuzungen in beiden reziproken Richtungen zeigten. Die Abweichungen von den zu erwartenden Verhältniszahlen lagen innerhalb der Fehlergrenzen.

Eine weitere spontan aufgetretene Mutante „*r<sub>4</sub> reduced*, *r<sub>4</sub> red*“ bezieht sich auf das Flügelgeäder. Die Homozygoten zeigen eine teilweise bis vollständige Reduktion der Längsader *r<sub>4</sub>*. Der Ausprägungsgrad schwankt von einer geringen Verkürzung dieser Ader, die dann die Costa nicht ganz erreicht, bis zum völligen Schwund der Ader. Oft ist der Ausprägungsgrad auch bei den beiden Flügeln eines Tieres nicht gleich. Trotzdem ist eine Unterscheidung von normalen Tieren immer möglich und die Penetranz scheint, wie die folgenden Zahlen zeigen, gut zu sein. Es konnte bisher nur ein Kreuzungsversuch durchgeführt werden, *r<sub>4</sub> red/r<sub>4</sub> red*-Weibchen  $\times$  Wildmännchen. Die *F<sub>1</sub>*-Generation war normal. Die *F<sub>2</sub>*-Generation zeigte:

	Normal	<i>r<sub>4</sub> reduziert</i>	Summe
Weibchen . . . . .	48	39	87
Männchen . . . . .	72	—	72
Summe . . . . .	120	39	159
	75,5%	24,5%	

Diese Zahlen sprechen für einen partiell geschlechtsgebundenen Erbgang. Die Untersuchungen mit dieser Mutante werden fortgesetzt, besonders im Hinblick auf das cross-over-Verhalten.

Eine weitere Mutante mit fast völliger Reduktion der Flügeladern wurde isoliert, aber leider verloren, bevor der Erbgang festgestellt werden konnte.

#### *Cytologie.*

Die Mitose wurde in den Ganglien der erwachsenen Larven untersucht. Die Chromosomen sind klein und relativ kurz, aber gut zu erkennen. Sie zeigen eine sehr strenge somatische Paarung. Es zeigen sich in der Metaphase 2 Paare V-förmige, etwa isobrachiale und 1 Paar gleich lange, stabförmige Chromosomen. Ein morphologischer Unterschied zwischen den Chromosomen des Weibchens und des Männchens konnte nicht festgestellt werden. Es ist daher auch unentschieden, welches Chromosomenpaar als das geschlechtsbestimmende anzusehen ist. Die gleichen Chromosomenverhältnisse beschreibt TOKUNAGA (1951) für *Aphiochaeta sp.* SEMENZA und BARIGOZZI (in einer vorläufigen Mitteilung 1951) geben hingegen 5 Paare stabförmiger Chromosomen für *Aphiochaeta xanthina* an, nach Untersuchungen an einem Stamm, der von dem gleichen Ausgangsmaterial abgeleitet war wie unsere Stämme. Sie stützen sich dabei auch auf Befunde über die Spermiogenese. Die Klärung dieses Widerspruches wird von der ausführlichen Publikation der genannten Autoren zu erwarten sein.

Die Riesenchromosomen in den Speicheldrüsen und anderen larvalen Organen von *Aphiochaeta* sind leider zur Feststellung von cytologischen Einzelheiten völlig ungeeignet. Sie zeigen wohl im Prinzip den für Dipteren charakteristischen Zustand der Polytanie, gehören aber dem auch sonst bei verschiedenen Familien der *Cyclorrhapha*, z. B. den *Syrphidae* oder den *Muscidae*, häufigen Typus dar, der keine Analyse der Elemente zuläßt. Die Elemente erscheinen durch zahlreiche Quereinschnürungen und Brüche in zahlreiche mehr oder weniger kurze Stückchen zerfallen, zwischen denen nur fädige oder gar keine Verbindungen festzustellen sind. Diese Stücke zeigen zwar über kurze Strecken oft ein klares

Querscheibenmuster, oft aber auch nur diffus granulierte Zonen. Die Zusammengehörigkeit dieser Stücke zu Elementen läßt sich höchstens über kurze Strecken verfolgen und ist unmöglich eindeutig festzustellen, damit ist auch deren Zahl nicht zu ermitteln. Manches spricht dafür, daß die Stränge meist haploid sind, die beiden Homologen also meist ungepaart vorliegen. Das gleiche hat TOKUNAGA (l. c.) für *Aphiochaeta sp.* festgestellt.

#### *Diskussion.*

Es ist auffallend, daß unter den 3 genauer analysierten Mutanten von *Aphiochaeta xanthina* für 2 ein partiell geschlechtsgebundener Erbgang nachgewiesen werden konnte, bei „*occhi chiari*“ mit Sicherheit, bei „*r<sub>4</sub> reduced*“ mit Wahrscheinlichkeit. Dies beweist, daß es bei dieser Art Gene geben muß, die im X- und im Y-Chromosom in homologer Weise vertreten sind. TOKUNAGA (1949—1952) hat fast 30 verschiedene Mutanten bei *Aphiochaeta sp.* gefunden, darunter aber offenbar keine mit partiell geschlechtsgebundenem Erbgang. Dagegen teilt er einen Fall von echter geschlechtsgebundener Vererbung mit. Dies würde die Vorstellung nahelegen, daß das X-Chromosom außer dem auch im Y-Chromosom vertretenen Abschnitt noch einen anderen Abschnitt enthält, dem im Y-Chromosom kein homologer Teil entspricht. Ein ähnlicher Typus also, wie man ihn für den Menschen annimmt. Weiters ist es bemerkenswert, daß bei *Aphiochaeta xanthina* zwischen dem Genort von *oc* und dem geschlechtsbestimmenden Anteil des Y-Chromosoms im Männchen ein Austausch von  $1,13 \pm 0,25\%$  stattfindet. GILCHRIST und HALDANE (1947) teilen einen Fall von partiell geschlechtsgebundener Vererbung bei *Culex molestus* mit, bei dem der Austausch zwischen dem Genort und dem Geschlecht  $6,3 \pm 0,6\%$  betrug. Dies legt die Vermutung nahe, daß bei *Aphiochaeta* und bei *Culex* der im X- und im Y-Chromosom homologe Abschnitt nicht sehr kurz sein kann und wahrscheinlich mehrere Gene enthält. Bei einem partiell geschlechtsgebundenen Gen von *Calliphora erythrocephala* konnte TATE (1947) hingegen keinen Austausch mit dem Geschlecht feststellen und auch der bekannte Fall von *bobbed* bei *Drosophila melanogaster* zeigt nur einen sehr geringen Austausch zwischen dem X- und dem Y-Chromosom. Ähnlich dürfte es sich bei *Phytodecta variabilis* nach den Angaben von DE ZULUETA (1925) verhalten. Dies sind wohl alles Fälle, in denen der den beiden Geschlechtschromosomen homologe Abschnitt sehr kurz und genarm ist. Eine Fortsetzung der Arbeit mit *Aphiochaeta* wird vielleicht hier einiges klären können. GILCHRIST und HALDANE (l. c.) diskutieren die große Bedeutung dieser Fragen für unsere Vorstellungen von der genotypischen Bewirkung der Geschlechtsbestimmung.

Ich danke Herrn Dr. G. BERTANI, zur Zeit Urbana, Ill., für die Überlassung des Materials und seiner ersten Feststellungen und Herrn Prof. Dr. F. MAINX für seine Hilfe bei der Durchführung dieser Arbeit.

#### *Zusammenfassung.*

1. *Aphiochaeta xanthina* SPEISER (Phoridae) läßt sich leicht auf *Drosophila*-Nährboden züchten. Die Generationsdauer beträgt etwa 21 Tage. Die Art eignet sich bestens für Erbversuche.

2. Eine Mutante mit heller Körperfarbe und Augenfarbe zeigt autosomalen Erbgang, eine andere mit heller Augenfarbe (*occhi chiari*) und eine mit reduzierter

4. Längsader dagegen partiell geschlechtsgebundenen Erbgang. In den Männchen findet zwischen dem Genort für „occhi chiari“ und dem Geschlecht ein Austausch mit  $1,13 \pm 0,25\%$  Häufigkeit statt.

### Literatur.

GILCHRIST, B. M., and J. B. S. HALDANE: Sex linkage and sex determination in a Mosquito, *Culex molestus*. *Hereditas* (Lund) **33**, 175—190 (1947). — SEMENZA, L., and C. BARI-GOZZI: Chromosomes of *Aphiochaeta xanthina*. *Dros. Inf. Serv.* **25**, 128 (1951). — TATE, P.: A sex-linked and sex-limited white-eyed mutation of the blow-fly (*Calliphora erythrocephala*). *J. Genet.* **48**, 176—191 (1947). — TOKUNAGA, CH.: Genetic studies on *Aphiochaeta* sp. I—IV. *Jap. J. Genet. Suppl.* **2**, 69—74; **24**, 128—138; **26**, 31—40, 119—124, 125—128; **27**, 38—47, 100—106 (1949—1952). — ZULUETA, A. DE: La herencia ligada al sexo en el coleoptero *Phytodecta variabilis*. *Eos (Wien)* **1** (1925).

Frau Dr. H. ONDRASCHEK, Institut für Allgemeine Biologie  
der Universität Wien IX, Schwarzspanierstraße 17.

---

Aus dem Institut für allgemeine Biologie der Universität Wien.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE CHROMOSOMALE STRUKTUR  
EUROPÄISCHER VERTRETER DER *DROSOPHILA OBSCURA*-GRUPPE.

Von

F. MAINX, TH. KOSKE und E. SMITAL.

Mit 3 Textabbildungen und 1 Tafel.

(Eingegangen am 27. Dezember 1952.)

Die amerikanischen Arten der *obscura*-Gruppe der Gattung *Drosophila* sind schon seit längerer Zeit Gegenstand einer intensiven Bearbeitung vom Standpunkt der vergleichenden Genetik, der Populationsgenetik und insbesonders der Strukturzytologie ihrer natürlichen Populationen. Die große Bedeutung, die diese Untersuchungen für die Fragen der Evolution gewonnen haben, ist allgemein bekannt. Die Kenntnis der Verhältnisse bei den europäischen Vertretern der *obscura*-Gruppe ist in den letzten Jahren durch eine Reihe von Arbeiten gefördert worden. Die ausgezeichneten systematischen, faunistischen und ökologischen Bearbeitungen der Gruppe durch BURLA (1951) und HADORN, BURLA, GLOOR und ERNST (1952), die Aufklärung der grundlegenden zytologischen Tatsachen durch BUZZATTI-TRAVERSO (1942), FRIZZI (1950) und PREVOSTI (1950) und die weitgehende genanalytische, entwicklungsphysiologische und populationsgenetische Bearbeitung von *Drosophila subobscura* durch H. SPURWAY-HALDANE und ihre Mitarbeiter seit 1939 bilden die Grundlage. Von mehreren Autoren wurde auch schon auf die große Mannigfaltigkeit in der chromosomal Struktur hingewiesen, die in den natürlichen Populationen dieser Arten herrscht, und auf die besondere, damit zusammenhängende Problematik.

Die vorliegende Mitteilung ist die erste über eine Reihe von Arbeiten, die in unserem Institut an den europäischen Arten der *obscura*-Gruppe durchgeführt werden. Der Ausbau dieser Arbeitsrichtung geht auf Anregungen zurück, die von den Teilnehmern an dem Symposium über die ökologischen und genetischen Faktoren der Artbildung in Pallanza 1948 diskutiert wurden. In der vorliegenden Arbeit werden allgemeine Feststellungen über die chromosomal Struktur von *D. subobscura* in natürlichen Populationen und in Laboratoriumsstämmen mitgeteilt, sowie eine genauere Chromosomenkarte dieser Art. Weiters werden eine Chromosomenkarte von *D. obscuroides* (= *D. obscura* FALL.) und *D. ambigua* vorgelegt und vorläufig abschließende Mitteilungen über die bei *D. obscuroides*, *D. ambigua*, *D. bif. sciata* und *D. tristis* bisher festgestellten natürlichen Inversionen.

Eine demnächst erscheinende Mitteilung wird die qualitative Mannigfaltigkeit der chromosomal Struktur von *D. subobscura* behandeln, die an zahlreichen Stämmen aus natürlichen Populationen verschiedener geographischer Herkunft festgestellt werden konnte. Weitere, zum Teil noch nicht abgeschlossene Arbeiten befassen sich mit der quantitativen Analyse der chromosomal Strukturtypen von *D. subobscura* an bestimmten Standorten, mit der Isolierung gewisser Strukturtypen durch Inzucht, mit Konkurrenzversuchen zwischen solchen Strukturtypen in Populationskästen, mit dem Vergleich von strahleninduzierten mit den natürlichen Bruchstellen, mit Artbastardierungsversuchen innerhalb der *obscura*-Gruppe und mit genanalytischen Untersuchungen an den genetisch noch nicht erschlossenen Vertretern der Gruppe.

Die Erfahrungen, die wir über das Vorkommen der 5 genannten Arten in Österreich machen konnten, stimmen im großen und ganzen mit den Feststellungen von BURLA (l. c.) und HADORN, BURLA, GLOOR und ERNST (l. c.), sowie von BASDEN (1952) überein. Auch an unseren Fangplätzen waren *D. subobscura* und *D. obscuroides* die häufigsten Arten, sie steigen weit ins Gebirge hinauf, besonders *D. subobscura*. Auch die hohe ökologische Plastizität von *D. subobscura* können wir bestätigen, mit ihrer Neigung, im Gegensatz zu den anderen Arten, auch in Kulturbiotopen zu dominieren. So dominiert *D. subobscura* in der Umgebung von Wien in den Weinbergen und ist im Herbst regelmäßig, oft in großen Mengen, in Weinkellern zu finden. In einem heißen und trockenen Sommer konnten wir eine auffallend starke, relative Verarmung der Populationen dieser Art bemerken, die gegen Hitze und Trockenheit relativ empfindlicher zu sein scheint als die anderen Arten. *D. ambigua* fanden wir im allgemeinen häufiger, als dies die genannten Autoren für die Schweiz und für Großbritannien angeben. Sie steht bei uns oft an Häufigkeit der *D. subobscura* nur wenig nach und ist in den österreichischen Alpen noch bei 1000—1500 m häufig. *D. bifasciata* und *D. tristis* sind auch in Österreich selten und ausgesprochene Wildbiotoparten. Den wenigen Angaben über natürliche Brutplätze können wir eine Beobachtung hinzufügen. Aus kleinen Birnen, die im Dorf Alpach (Tirol, 1100 m) zum Trocknen ausgelegt und im Regenwasser verrottet waren, konnten *D. subobscura* und *D. ambigua* gezüchtet werden.

#### *Drosophila subobscura* COLL.

Wir untersuchten die chromosomal Strukturverhältnisse dieser Art gelegentlich an Larven, die dem Gelege von aus der Natur gefangenen Weibchen entstammten, hauptsächlich aber an Stämmen, die aus Wildfängen abgeleitet worden waren.

Diese stammten teils von einem, teils aber auch von mehreren Weibchen eines Fangs und waren mehr oder weniger lange Zeit im Laboratorium fortgezüchtet worden, bevor sie zur Untersuchung kamen. Teilweise beziehen sich die Untersuchungen auch auf Stämme, die wir aus anderen Laboratorien erhielten, nachdem sie schon längere Zeit dort in Kultur waren. Der Gehalt solcher Stämme an chromosomal Strukturtypen kann nicht als unmittelbares Abbild der Verhältnisse in den betreffenden Populationen gewertet werden, wohl aber müssen die Populationen zum mindesten alle jene Strukturtypen enthalten haben, die in den Stämmen vorhanden sind.

Unsere Stämme stammten aus Wildfängen, die an zahlreichen, geographisch über das Gebiet Österreichs verteilten und ökologisch zum Teil sehr verschiedenartigen Fangplätzen durchgeführt worden sind. Ferner erhielten wir Stämme aus Oberitalien und der Schweiz und aus England und Schottland, die auf ähnliche Weise gewonnen waren wie die unseren. Zwei Stämme sind syrischer Herkunft (Mrs. BEDICHEK PIPKIN).

In Bestätigung und Ergänzung der bisherigen Befunde über die Mannigfaltigkeit der chromosomal Struktur von *D. subobscura* (besonders GORDON 1936, PHILIP 1941, PHILIP, RENDEL, SPURWAY und HALDANE 1944, SPURWAY und PHILIP 1952) können wir die folgenden allgemeinen Feststellungen machen.

1. *D. subobscura* zeigt in ihren natürlichen Populationen stets eine hochgradige strukturelle Heterozygotie in allen fünf langen Chromosomen, besonders in den vier langen Autosomen (Abb. 1). Die Dislokationen sind ausschließlich Inversionen und deren Kombinationen in Form von übergreifenden oder eingeschlossenen Inversionskomplexen. Es wurden bisher mindestens 40 verschiedene

einfache Inversionen einzeln oder als Bestandteile von Komplexen festgestellt. Eine detaillierte Beschreibung ihrer Lokalisierung und Ausdehnung, sowie ihres Vorkommens im untersuchten Gebiet wird den Gegenstand einer demnächst erscheinenden Mitteilung bilden. Es gibt sehr häufige Inversionen mit einem sehr weiten Verbreitungsgebiet, seltener mit einem weiten Verbreitungsgebiet und endlich solche, die bisher nur in einzelnen Stämmen bestimmter Herkunft gefunden werden konnten. Die qualitative Mannigfaltigkeit der chromosomal Strukturtypen ist bei *D. subobscura* wohl eine der größten, die bisher zur Beob-



Abb. 1. Riesenchromosomensatz von *Drosophila subobscura* COLL., Weibchen. Chr Chromozentrum; N Nucleolus; A, E, J, O, U die fünf langen Chromosomen. J trägt eine einfache Inversion mit Einschluß des Balbianirings, U eine große Doppelinversion, E eine übergreifende Inversion (als shift dargestellt) und O eine subterminale übergreifende Inversion. Nur A (X) ist inversionsfrei.

achtung kamen, etwa ebensogroß wie bei *D. Willistoni* (BRITO DA CUNHA, BURLA und DOBZHANSKY 1950). Anhaltspunkte für eine Beziehung bestimmter Inversionen zum ökologischen Charakter des Fundortes konnten bisher nicht gewonnen werden (Abb. 1).

2. Durch die Kreuzung von Stämmen verschiedener Herkunft kann nachgewiesen werden, daß diese in bestimmten Sequenzen zwar in sich homozygot waren, unter sich aber verschieden. Die auf diese Weise aufgedeckten Inversionen waren teils schon aus anderen Stämmen bekannt, teils neu. Durch die Auswertung all der bisher genannten Befunde kann für jedes Chromosom eine Minimalzahl von verschiedenen Strukturtypen aufgestellt werden, die in den natürlichen Populationen der Art koexistieren und miteinander konkurrieren.

3. Es ist auffallend, daß die strukturelle Mannigfaltigkeit der Stämme in den Kulturen auch bei lange dauernder Fortzucht erhalten bleibt. Dabei ist die Fre-

quenz der Heterozygoten meist sehr hoch und überschreitet in manchen Fällen bei weitem 50%. Es kommen allerdings auch stets strukturell homozygote Larven vor. Auch in den natürlichen Populationen ist die Heterozygotenfrequenz bei manchen Inversionen sehr hoch. Alle diese Angaben beziehen sich zunächst auf die Verhältnisse bei den verpuppungsreifen Larven. Eine quantitative Analyse der Frequenz der Strukturtypen und der Heterozygoten bei Larven und Imagines an bestimmten Standorten ist in Angriff genommen.

4. Es konnten aus natürlichen Populationen auch strukturell homozygote Stämme gewonnen werden, die von bester Vitalität sind. ZOLLINGER (1950) berichtet über einen derartigen Stamm „Küsnight“, dessen Anordnung für diese und die folgenden Untersuchungen als Standardanordnung gewählt wurde und auch der hier gegebenen Chromosomenkarte (Tafel I) zugrunde liegt. Wir konnten aus einer Population in Alpach (Tirol, 1100 m) einen Stamm „Alpach 6“ gewinnen, der ebenfalls strukturell homozygot und voll vital ist. Er ist in seiner Anordnung mit „Küsnight“ vollkommen identisch. BUZZATI-TRAVERSO isolierte aus einem Material aus Erdöd (Schweden) einen ebenfalls mit „Küsnight“ identischen Stamm (nach brieflicher Mitteilung). Nach diesen Feststellungen wäre die Annahme naheliegend, daß nur die Anordnung „Küsnight“ im homozygoten Zustand lebensfähig oder von genügender Vitalität sei, um dauernd in Kultur gehalten zu werden. Wir konnten jedoch aus einem inversionsreichen Stamm „Biganzolo“ oberitalienischer Herkunft nach Inzucht durch 8 Generationen einen Stamm 13317133 isolieren, der strukturell homozygot und von genügender Vitalität war und der in seiner Struktur von „Küsnight“ in drei Chromosomen abwich. Die nach Kreuzung mit „Küsnight“ auftretenden Inversionen sind in der Chromosomenkarte (Tafel I) eingezeichnet. Es handelt sich um eine einfache Inversion im J-Chromosom, die den Balbianiring einschließt, zwei größere, einander eng benachbarte Inversionen im U-Chromosom und zwei übergreifende Inversionen im E-Chromosom. Die gleichen Dislokationen sind auch sonst in verschiedenen Stämmen sehr häufig im heterozygoten Zustand zu beobachten (z. B. Abb. 1). Die homozygote Linie „Biganzolo“ diente uns zu verschiedenen Untersuchungen, ging dann aber während eines heißen Sommers verloren. Sie ist ein Beweis dafür, daß zum mindesten gewisse, wenn auch wahrscheinlich nicht alle, homozygote Anordnungen genügend vital sind, um in Kultur gehalten zu werden (s. auch das folgende Kapitel!).

Die zwei übergreifenden Inversionen im E-Chromosom beginnen mit der gleichen oder mit zwei sehr eng benachbarten und daher nicht unterscheidbaren Bruchstellen, während sie in ihrer Ausdehnung verschieden sind. Sie können sich im heterozygoten Zustand in dem für übergreifende Inversionen typischen Bild mit völliger Paarung aller homologen Bereiche darstellen oder aber, wie dies auch sonst bei solchen Komplexen mit langen reinvertierten Stücken häufig ist, nur unter Paarung des reinvertierten Abschnitts in Form eines „shift“ mit zwei haploiden Schlingen, von denen die eine die invertierte Scheibenfolge zeigt (z. B. in Abb. 1). Es ist auffallend, daß in einer hochgradig in gezüchteten Linie aus dem Biganzolo-Stamm, in der nur mehr dieser übergreifende Komplex heterozygot vorhanden war, die Paarung fast immer nur in Form eines shift stattfand, während nach der Kreuzung von „Küsnight“ mit „Biganzolo 13317133“ der Komplex fast ausschließlich als voll gepaarte übergreifende Inversion zu sehen war. Es

entspricht dieses Bild der vollen Absättigung der Paarungsaffinität, wobei allerdings zur Biegung des Chromosoms zwecks Paarung der kurzen invertiert gebliebenen Zone eine höhere Kraftleistung der Anziehungskräfte vorausgesetzt werden muß. Da diese vollständige Paarung der übergreifenden Inversion nach Kreuzung zwischen den beiden Stämmen in beiden Richtungen in der gleichen Weise zu beobachten war, sind wohl genische Faktoren für diese Steigerung der Paarungskräfte gegenüber dem in gezüchteten Stamm verantwortlich zu machen.

5. PHILIP, RENDEL, SPURWAY und HALDANE (l. c.) haben schon darauf hingewiesen, daß es bei *D. subobscura* trotz lange fortgesetzter Geschwisterinzucht entgegen der statistischen Erwartung nicht zu einem Verschwinden der strukturellen Heterozygotie kommt und daß die Gewinnung von strukturell homozygoten Stämmen auf diesem Wege kaum möglich ist, da diese meist nicht lebensfähig zu sein scheinen. Die südrussische Spezies *D. obscura*-3, mit der SOKOLOV und DUBININ (1941) ihre interessanten Untersuchungen durchgeführt haben, dürfte nach der Beschreibung des Chromosomensatzes und der Inversionen wohl sicher mit *D. subobscura* identisch gewesen sein. Diese Autoren haben bewiesen, daß — zum mindesten für gewisse Anordnungen — die Imagines ausschließlich Heterozygoten sind, die Homozygoten also schon als Larven oder Puppen zugrunde gehen müssen. Daß jedoch gewisse homozygote Anordnungen auch lebensfähig und von bester Vitalität sein können, zeigen die oben erwähnten Fälle „Küschnacht“ und „Biganzolo“. In unserem Institut werden derzeit ausgedehnte Inzuchtversuche durchgeführt, deren Ziel die Darstellung von in bestimmten Chromosomen für bestimmte Anordnungen homozygoten Stämmen ist. Nach den bisherigen Erfahrungen scheinen in den verschiedenen Chromosomen mehr als eine Anordnung homozygot erhaltungsfähig zu sein, wenn gleichzeitig in anderen Chromosomen Heterozygotie herrscht. Es scheint jedoch nur schwer möglich zu sein, in allen Chromosomen strukturelle Homozygotie zu erzielen, ohne die Vitalität des Stammes schwer zu schädigen.

6. Viele der in den vorstehenden Abschnitten geschilderten Erfahrungen sprechen dafür, daß von den heterozygoten Zuständen der verschiedenen Inversionen eine die Vitalität fördernde Wirkung ausgeht, bzw. von den homozygoten Zuständen eine gegenteilige Wirkung. Sie wurden auch von den zitierten Autoren schon mehrfach in diesem Sinne gedeutet. In dieser Heterosiswirkung wäre dann auch jene Kraft zu suchen, die zur Anreicherung der Populationen mit strukturell verschiedenen Chromosomentypen führt sowie die strukturelle Mannigfaltigkeit in den Populationen erhält. Über Versuche, mit Hilfe von Populationskästen diese Vorgänge exakt aufzuweisen, wird demnächst berichtet werden.

#### Die Chromosomenkarten.

Die vorliegenden Chromosomenkarten von *D. subobscura*, *D. obscuroides* (= *obscura* FALL-) und *D. ambigua* sollen in erster Linie der Orientierung bei der Bestimmung der Dislokationen dienen. Sie geben nicht alle Scheiben wieder, sondern nur jene, die durch die Konstanz ihrer Ausprägung und ihre auffallende Dicke oder Form diesem Zweck besonders entsprechen. Sehr zarte Scheiben, die nur bei ganz reifen Chromosomen oder nur bei stärkster Färbung oder nur bei Zerrung des Chromosoms sichtbar werden, sind weggelassen. Die Schwankungen in der Ausprägung und im Aussehen der Scheiben sind bei den Arten der *obscura*-

Gruppe größer als z. B. bei *D. melanogaster* und erschweren die Kartierung. Diese Schwankungen sind zum Teil durch den Reifegrad der Chromosomen bedingt, zum Teil beruhen sie auf individuellen Eigentümlichkeiten oder solchen des Stammes oder der Einzelkultur, deren Natur uns nicht klar ist. Es wurden meist nur verpuppungsreife Larven nach ausgiebiger Mästung durch Frischhefezusatz und nach Abkühlung der alternden Larven auf 8—14° verwendet. Zum Vergleich wurden auch etwas jüngere und nicht besonders vorbehandelte Larven präpariert. Die Scheiben machen während des Alterns in ihrer Ausprägung eine Entwicklung durch, die für bestimmte Scheiben charakteristisch verläuft. Gewisse Scheiben sind schon bei unreifen Chromosomen deutlich ausgeprägt. Das sind meist solche, die später zu deutlichen „Dubletten“ werden, darunter jene, deren wabige Innenstruktur sie im reifen Zustand besonders auffallend macht. Doch auch andere, zunächst weniger auffallende Scheiben können in ganz reifen Chromosomen zu Dubletten werden. Diese sind auch als solche in den Karten eingetragen. Es gibt jedoch einige schon frühzeitig gut ausgeprägte Scheiben, die auch bei maximaler Reife niemals als Dubletten erscheinen. Viele feinere Scheiben sind im unreifen Zustand nur schwer nachweisbar und werden erst später deutlich.

Die Riesenchromosomen werden während ihrer Reifung nicht nur dicker, sondern auch kürzer. Dadurch und durch ihre eigene Dickenzunahme während der Reifung erscheinen die Bandscheiben bei maximal gereiften Chromosomen so dicht gedrängt, daß ihre optische Trennung und besonders die Feststellung von dünnen Bandscheiben erschwert wird. Beim Altern verlieren die Chromosomen auch ihre Dehnbarkeit, so daß sie im reifen Zustand bei Zerrung meist zerbrechen. Für die Kartierung wurden daher mit Vorteil Skizzen nach nicht ganz reifen, eventuell etwas gezererten, und solche von voll ausgereiften Chromosomen kombiniert. Die Darstellung in den Karten wurde so gewählt, daß die relativen Distanzen der Scheiben mehr dem nicht ganz reifen Zustand entsprechen, die Ausprägung der einzelnen Bandscheiben aber dem vollreifen Zustand. Die Ausbildung von „puffs“ unterliegt ebenfalls großen Schwankungen je nach dem Alter der Larven und nach unkontrollierbaren Ursachen. Ein bestimmter Ausbildungsgrad der puffs ist aber jedenfalls stets allen Kernen einer Larve gemeinsam. Es gibt Prädilektionszonen für die Entstehung von puffs, wo sie bei reifen Larven fast immer vorhanden und auch bei jüngeren schon angedeutet sind. Diese sind auch in den Karten berücksichtigt. Andere Zonen zeigen diese Erscheinung seltener, aber manchmal auch sehr ausgeprägt, andere wieder nur ausnahmsweise oder nur angedeutet. Endlich gibt es Zonen, in denen niemals puffs zu sehen sind. Mit der Aufblähung einer Zone zu einem puff ist stets eine typische Fragmentation der Scheiben verbunden, die besonders bei dünnen Scheiben deren Auflösung zu kaum sichtbaren Pünktchen zur Folge hat. Die puffs zeigen daher eine feinere, auch ärmere Struktur als die gleiche Stelle im unveränderten Zustand. Stärkere Dubletten sind jedoch auch im fragmentierten Zustand als solche zu erkennen. Gewisse Scheiben zeigen die Erscheinung der Fragmentation auch dann, wenn keine puff-Bildung eingetreten ist, besonders im vollreifen Zustand. Bei den drei Arten der *obscura*-Gruppe, deren Karten hier vorgelegt werden, ist diese Neigung verschieden stark ausgeprägt. Bei *D. obscuroides* ist sie am schwächsten, bei *D. subobscura* etwas stärker, während bei *D. ambigua* stets sehr viele Scheiben unterbrochen erscheinen, ohne daß puffs

ausgebildet sind. Bei der Wiedergabe der Karten wurde versucht, diesen Eigentümlichkeiten und den vielen individuellen Besonderheiten insofern Rechnung zu tragen, als ein mittlerer, durchschnittlicher Typus der Ausprägung der Scheiben zur Darstellung gebracht wurde.

In der Art der zeichnerischen Wiedergabe der Karten wurde versucht, zwischen einer realistischen Wiedergabe der Einzelheiten, wie sie z. B. in stark betonter Weise die Karten von Arten der *repleta*-Gruppe der Schule PATTERTON auszeichnen, und einer extremen Schematisierung, wie in den üblichen Karten von *D. melanogaster*, die Mitte zu halten. Dies ist auch der Fall bei den bisher veröffentlichten Karten der amerikanischen Arten der *obscura*-Gruppe, mit denen ein Vergleich erwünscht war. Der verschiedene Charakter, den die Karten von *subobscura*, *obscuroides* und *ambigua* in dieser Arbeit zeigen, beruht zum Teil darauf, daß die Zeichnungen auf die drei verschiedenen Autoren der Mitteilung zurückgehen, zum größeren Teil aber auf den tatsächlichen Verschiedenheiten im Gesamtcharakter der Riesenchromosomen dieser drei Arten, trotz gleicher präparativer Behandlung. Die Einteilung der Karten in Zonen erfolgte nach dem schon mehrfach bewährten Schema der Unterteilung des ganzen Riesenchromosomensatzes in 100 ungefähr gleich lange Zonen. Es wurde dabei darauf geachtet, daß die einzelnen Elemente mit Zonengrenzen beginnen und enden und daß die Grenzen der Zonen nach Möglichkeit durch markantere Punkte im Scheibenmuster zu definieren sind. Die Numerierung der Zonen beginnt mit „1“ beim proximalen (Chromozentrum-)Ende des X-Chromosoms, bzw. des linken Schenkels des X-Chromosoms, und wird durch die Autosomen bis „99“ fortgeführt, wobei bei jedem Element mit dem proximalen Ende begonnen wird. Die Zone „100“ ist dem Dot-Chromosom vorbehalten. Jede Zone wurde je nach ihrem Reichtum an Differenzierungen in drei bis fünf, mit den Buchstaben A, B usw. bezeichnete Abteilungen unterteilt. Auf eine Numerierung der einzelnen Scheiben innerhalb dieser Abteilungen wurde verzichtet, da die Karten hierzu nicht vollständig genug sind. Zur Bezeichnung der langen Chromosomen wurden die großen Buchstaben A (X-Chromosom), E, J, O und U gewählt, um eine möglichst neutrale Benennung zu verwenden. D ist das kurze Dot-Chromosom. Wo metazentrische Chromosomen vorliegen, wurden die beiden Schenkel nach freier Wahl als der linke (z. B. A/L) und der rechte (z. B. A/R) bezeichnet. Von den genetisch erschlossenen Koppelungsgruppen I—V von *D. subobscura* gehören die Gruppe I (geschlechtsgebunden) zum Chromosom A, die Gruppe II zu Chromosom J. Die Gruppe V ist wohl sicher dem O-Chromosom, die Gruppe IV wahrscheinlich dem U-Chromosom und III dem E-Chromosom zuzuordnen (HIPSCH 1952).

Die Karten von *D. obscuroides* und *D. ambigua* wurden nach Essigorcein-Frischpräparaten entworfen und nach Dauerpräparaten in Euparal revidiert. Besondere Sorgfalt wurde auf die Herstellung der Karte von *D. subobscura* verwendet, da diese für alle folgenden Untersuchungen als Grundlage dienen soll. Auch hier wurden die grundlegenden Skizzen nach Essigorcein-Frischpräparaten angefertigt und wiederholt nach Dauerpräparaten in Euparal revidiert. Außerdem wurden aber auch Dauerpräparate nach Feulgen-Färbung zum Vergleich herangezogen und endlich Phasenkontrastbeobachtungen von in 60 % igen Eisessig fixierten, ungefärbten Frischpräparaten. Es zeigte sich, daß die gelungene Feulgenfärbung gewisse Scheiben klarer erfassen läßt und vor allem dünne Scheiben leichter erkennen läßt als die Orceinfärbung. Im übrigen bietet sie jedoch keine besonderen Vorteile. Im Phasenkontrastbild ist der relative Ausprägungsgrad der Scheiben vielfach etwas anders als in gefärbten Präparaten. Scheiben, die hier relativ dick erscheinen, treten im Phasenkontrast relativ zurück und umgekehrt. Für die Klärung von Einzelheiten bietet der Vergleich mit dem Phasenkontrastbild einige Vorteile und wurde daher für gewisse Zonen durchgeführt.

Als erster hat FRIZZI (1950) eine Karte von *D. subobscura* veröffentlicht und eine genaue Beschreibung der Riesenchromosomen gegeben. Wir konnten die Angaben dieser Beschreibung im großen und ganzen bestätigen und brauchen daher nur auf wenige differente Befunde zurückzukommen. Die Gründe dafür, daß wir trotzdem hier eine neue Karte vorlegen, sind die folgenden. FRIZZI hat nach sehr stark gefärbten Karminpräparaten gearbeitet. Dadurch bildet er wohl mehr dünne Scheiben ab als wir, an vielen Stellen seiner Karte erscheinen jedoch

eng benachbarte Scheiben zu einer Einheit verschmolzen, gewisse Gebiete erscheinen diffus verdunkelt und vor allem ist die scharfe Unterscheidung zwischen Dubletten und einfachen Scheiben bei so starker Färbung fast unmöglich. Diese Umstände (und die Unzulänglichkeit der Reproduktion) erschweren eine Orientierung nach der FRIZZischen Karte sehr. Hierzu kommt noch, daß die Zonierung nach dem Schema der Schule PATTERSON durchgeführt wurde. Nun sind aber alle bisher publizierten Karten der *obscura*-Gruppe nach dem oben geschilderten Schema zoniert, so daß dieses zum Zwecke der Vergleichbarkeit vorzuziehen ist. Die Chromosomen der FRIZZischen Karte entsprechen den unseren in folgender Weise: I (X) = A, II = E, III = J, IV (fälschlich mit „VI“ bezeichnet) = O, V = U, VI = D. Die Anordnung, die FRIZZI wiedergibt, entspricht einer homozygoten Anordnung in inversionsarmen Linien, die von einem natürlichen Material aus Belluno durch Inzucht abgeleitet worden waren. Soweit man aus einem Vergleich der Karten schließen kann, zeigen die Chromosomen A, E, und O (I, II und IV bei FRIZZI) die „Küsnnacht“-Anordnung. J (III) zeigt die Anordnung unseres Stammes „Biganzolo“, ist also in der den Balbianiring einschließenden Inversion [Tafel I (am Schluß des Heftes), Abb. 1] homozygot. U (V) zeigt die proximale einfache Inversion der in Abb. 1 und auf Tafel I wiedergegebenen Doppelinversion im homozygoten Zustand (in der Biganzolo-Anordnung), während sonst Übereinstimmung mit „Küsnnacht“ herrscht. Da die Linien FRIZZI nicht frei von Inversionen waren, läßt es sich nicht entscheiden, ob die von ihm wiedergegebene homozygote Anordnung dauernd lebensfähig gewesen wäre. Die Feststellungen FRIZZI über die fädigen Verbindungen zwischen den proximalen Enden der Chromosomen in einem sehr schwach ausgebildeten Chromozentrum und ihre Beziehungen zum Nucleolus können wir bestätigen. In der Schätzung der durchschnittlichen relativen Länge der Chromosomen, die den Längenverhältnissen in unserer Karte zugrunde liegt, weichen wir nur insofern ab, als uns das U-Chromosom etwas länger erscheint, das A-Chromosom hingegen etwas kürzer. Zur Erkennung der einzelnen Chromosomen bei flüchtiger Betrachtung dienen außer ihrer verschiedenen Länge vor allem die charakteristischen Formen und Strukturen der freien (distalen) Enden, beim J-Chromosom der Balbianiring und beim A-Chromosom der Unterschied der Geschlechter.

Zum besseren Verständnis der Chromosomenkarte von *D. subobscura* mögen einige nähere Angaben dienen. Das A-(X-)Chromosom ist das kürzeste des ganzen Satzes. Es zeigt am distalen Ende eine stets ausgeprägte, charakteristische fächerförmige Verbreiterung, auf die eine Einschnürung folgt. Der puff an der Grenze der Zonen 12/13 ist fast stets mehr oder weniger ausgeprägt, häufig auch ein kleiner puff in Zone 4. Eine gute Orientierungsmerke sind die zwei dicken Dubletten in Zone 7. Die Scheibendistanzen der Zonen 13—15 sind auffallend variabel, dadurch auch die Gesamtlänge des Chromosoms. Das proximale Ende zeigt nicht immer die wiedergegebene Form, sondern ist manchmal stark verbreitert, so daß es fächerförmig, mit unklaren Granulationen ins Chromozentrum übergeht (in dieser Form bei FRIZZI beschrieben!). Bei 15 C liegt eine Torsionsstelle, an der das Chromosom oft bei der Präparation bricht, was auch FRIZZI hervorhebt. Ähnliche Torsionsstellen liegen auch bei 9 C/D und an der Grenze der Zonen 2 und 3. Durch Kniekung und teilweise Überlagerung der Scheiben

bei der Präparation können an diesen Torsionsstellen leicht Deficiencies vorgenommen werden. An der Grenze der Zonen 2 und 3 bricht das Chromosom auch häufig ab, so daß der proximale Abschnitt zu fehlen scheint. Die in der Karte wiedergegebene und hier besprochene Ausbildung des A-Chromosoms entspricht den Verhältnissen in weiblichen Larven. Bei männlichen ist das Chromosom nicht schmäler, sondern nur viel schwächer färbbar. Viele dünne Bandscheiben sind gar nicht aufzufinden, nur die stärksten entwickeln sich zu Dubletten, besonders die in 7 B/C und 8 D. Wie schon FRIZZI betont, neigt das hemizygote A-Chromosom zur Ausbildung von puffs entlang seinem ganzen Verlauf und ist sehr dehnbar. Man findet es in den Präparaten meist in einem stark gezerrten und verknitterten Zustand.

Das J-Chromosom zeigt sein distales Ende nicht immer in der in der Karte wiedergegebenen Form. Das proximale Ende ist stets tonnenförmig gestaltet. Das puff bei 33 B/C ist recht konstant, die starke Dublette bei 19 B eine gute Marke. Besonders auffallend ist der stets gut ausgebildete Balbianiring und seine durch Dubletten wohlcharakterisierte nähere Umgebung. Wie schon FRIZZI hervorhebt, erhalten sich am proximalen Ende dieses Chromosoms oft die fädigen Verbindungen zum Nucleolus oder zu anderen Chromosomen.

Das U-Chromosom zeigt stets die charakteristische trompetenförmige Ausbildung des distalen Endabschnittes, der unklar begrenzte Scheiben und eine dichte Granulation zeigt und durch eine starke Dublette bei 53 A abgeschlossen wird. Sonst zeigt das Chromosom keine besonders charakteristischen Marken, auch die Verteilung der puffs ist wenig bezeichnend. Das proximale Ende ist annähernd kugelig.

Das E-Chromosom ist leicht an seinen Enden und einigen charakteristischen Marken zu erkennen. Der zylindrische distale Endabschnitt ist durch eine konstante Einschnürung bei 74 A abgesetzt. Das proximale Ende ist leicht trompetenförmig und meist gegen das Heterochromatin des Chromozentrums nicht scharf abgesetzt, so daß mehr oder weniger von den an sich geringfügigen heterochromatischen Massen an ihm hängenbleiben. Der Meinung FRIZZIS, daß seine Zone D (unsere Zonen 67 und 68) durch eine besondere Konstanz in der Ausprägung ihrer Struktur eine gute Marke darstelle, können wir uns nicht anschließen. Dagegen stellen die beiden Gruppen von je zwei dicken Dubletten bei 71 B/D und 57 A/C besonders gute Erkennungszeichen dar. Sie sind schon bei unreifen Chromosomen sehr auffallend und in reifen Chromosomen sind es die stärkst ausgeprägten Dubletten, die im Chromosomensatz vorkommen. Besonders die beiden Dubletten bei 57 A/C, zwischen denen oft ein puff zur Ausbildung kommt, sind höchst auffallend, wie schon FRIZZI hervorhebt.

Das O-Chromosom ist das weitaus längste des Satzes. Seine beiden Enden sind leicht zu erkennen, während es sonst keine auffallenden Marken und auch keine charakteristischen puffs aufweist. Das freie Ende ist stets schmal zylindrisch und geht in eine kurze, markante Verbreiterung bei 98 B/D über, die recht scheibenreich ist. Das proximale Ende ist stets scharf gegen das Heterochromatin abgesetzt, leicht kugelförmig verdickt und durch starke Scheiben charakterisiert.

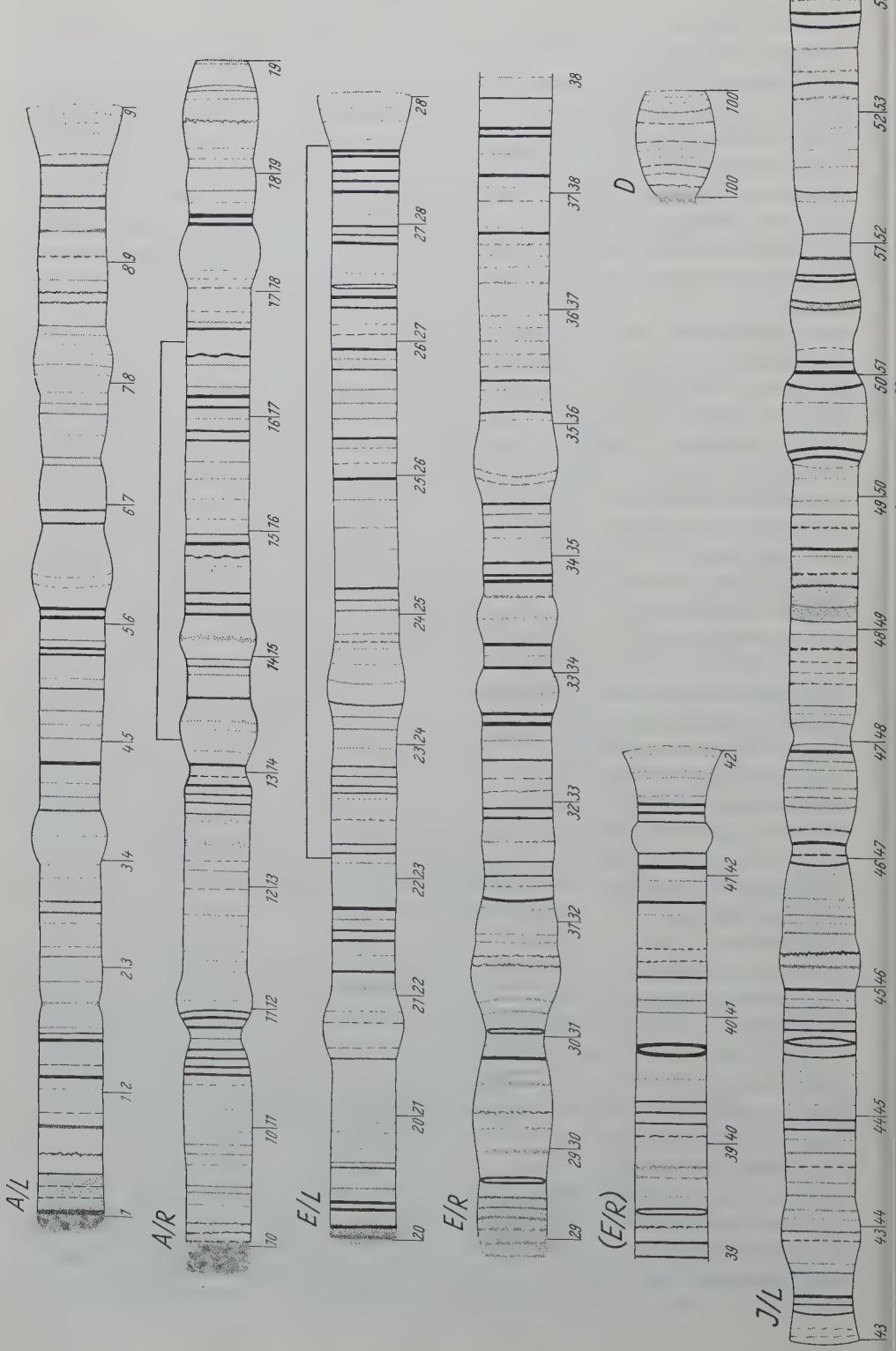
Das D-Chromosom zeigt keine besondere Marken, sein proximales Ende ist gegen das Chromozentrum meist nur unscharf begrenzt.

*Drosophila obscuroides* POM. (= *obscura* FALL.).

Von dieser Art untersuchten wir mehrere Stämme von verschiedenen Fundorten in Österreich und Oberitalien. In der Metaphase zeigen sich drei Paar V-förmige, zwei Paar stabförmige und ein Paar kleine, kugelförmige Chromosomen (BUZZATI-TRAVERSO 1942). Dementsprechend zeigt der Riesenchromosomensatz acht lange und ein kurzes Element (PREVOSTI 1950). Das Chromozentrum ist bei *D. obscuroides* außerordentlich umfangreich und besteht aus einer grob granulierten stark färbaren Masse, gegen die die strukturierten Elemente mit scharfen Grenzen abgesetzt sind. Es besteht nicht nur aus dem offenbar fast ganz heterochromatischen Y-Chromosom, sondern sichtlich auch aus größeren heterochromatischen Abschnitten aller langen Chromosomen, die deren Centromeren benachbart sind. Das Chromozentrum wird durch die Präparation leicht zertrümmert, wobei gewisse Elemente oft miteinander durch Vermittlung von Heterochromatinmassen verbunden bleiben. Manchmal sieht man auch feine fädige Verbindungen zwischen den proximalen Enden bestimmter Elemente durch das Heterochromatin ziehen. Diese Befunde sprechen dafür, solche Elemente als die zusammengehörigen Schenkel von V-förmigen Chromosomen anzusuchen. Die beiden Schenkel des V-förmigen X-Chromosoms erscheinen bei männlichen Larven nicht nur schwächer gefärbt, sondern auch dünner als bei weiblichen und sind daher leicht zu erkennen. Auf Grund derartiger Befunde ist die Benennung und Anordnung der Elemente in der Chromosomenkarte (Abb. 2) vorgenommen worden. Das A-(X-)Chromosom und die Autosomen E und J bestehen aus einem linken und einem rechten Schenkel, die Autosomen O und U sind stabförmig, D ist das Dot-Chromosom. Soweit man aus der Skizze bei PREVOSTI (l. c.) schließen kann, entspricht unser A-(X-)Chromosom den dort mit 3 und 3' bezeichneten Elementen, deren Zusammengehörigkeit vom Autor besonders betont wird. Im übrigen können wir jedoch mit den Zuordnungen PREVOSTIS nicht übereinstimmen. Seine Elemente 4 und 5 entsprechen den beiden Schenkeln unseres E-Chromosoms, seine Elemente 1 und 2 scheinen unserem J-Chromosom zu entsprechen, während 1' das stabförmige O-Chromosom und 2' das stabförmige U-Chromosom sein müßten. Wir stimmen jedenfalls mit dem Autor darin überein, daß — mit Ausnahme des X-Chromosoms — die Zuordnung der Elemente zu den V-förmigen Chromosomen nicht mit Sicherheit durchzuführen ist.

Die Riesenchromosomen von *D. obscuroides* sind dicker als die von *D. subobscura* und zeigen eine dichtere Anordnung der Scheiben. In der Karte sind nur die wichtigsten der Orientierung dienenden Scheiben wiedergegeben. Ein Balbianiring ist nicht festzustellen. Die Chromosomen sind relativ arm an auffallenden Marken in Form von dicken Dubletten oder konstanten puffs. Nur der kurze Arm des A-Chromosoms und der lange Schenkel des E-Chromosoms führen einen ziemlich konstanten puff. Besonders charakteristisch sind die freien Enden der Chromosomen O und U.

In den untersuchten Stämmen konnten nur zwei verschiedene einfache Inversionen gefunden werden, deren Grenzen in der Karte (Abb. 2) eingezeichnet sind. Die große einfache Inversion in J/R tritt bei allen österreichischen und italienischen Stämmen auf und zeigt in den erwachsenen Larven eine Heterozygotenfrequenz von weit über 50 %. Vereinzelt war in den österreichischen Stämmen



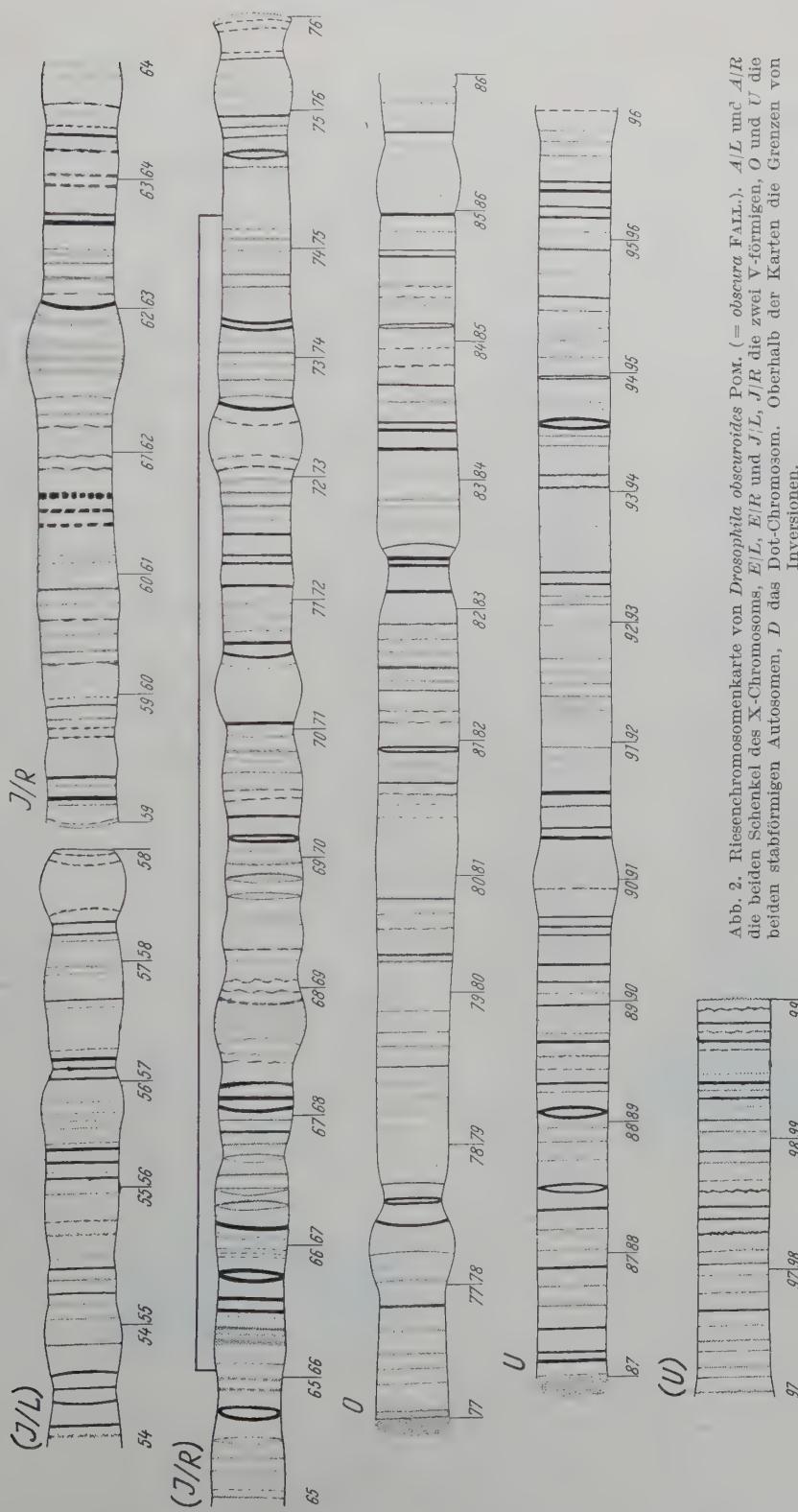
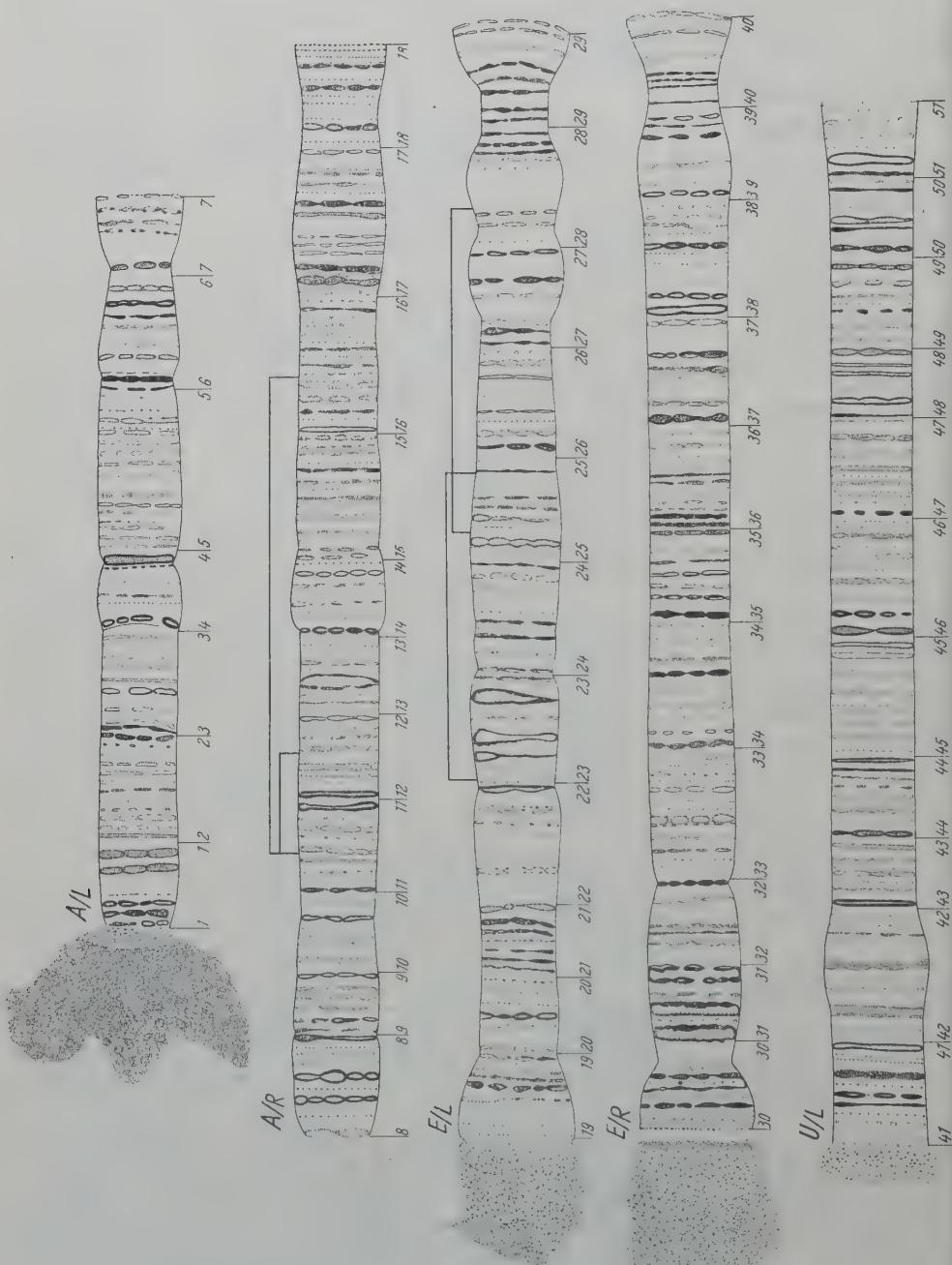


Abb. 2. Riesenchromosomenkarte von *Drosophila obscuroides* POM. (= *obscurata* FABL.). *A/L* und *A/R* die beiden Schenkel des X-Chromosoms, *E/L*, *E/R* und *J/L*, *J/R* die zwei V-förmigen, *O* und *U* die beiden stabförmigen Autosomen, *D* das Dot-Chromosom. Oberhalb der Karten die Grenzen von Inversionen.



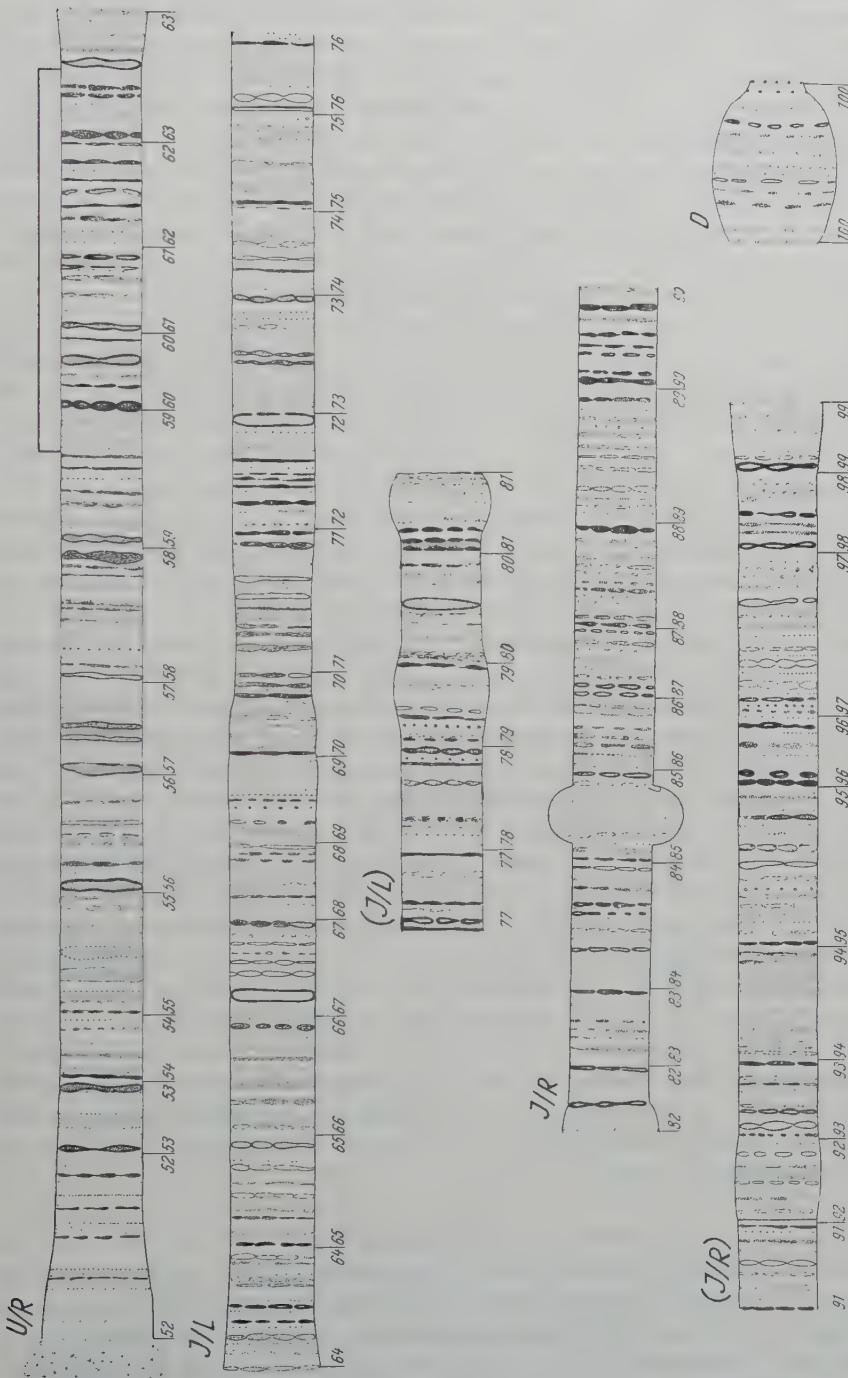


Abb. 3. Riesenchromosomenkarte von *Drosophila ambigua* POM. *A/L* und *A/R* die beiden Schenkel des X-Chromosoms, *E/L*, *E/R*, *U/L*, *U/R*, *J/L*, *J/R* die drei V-förmigen Autosomen, *D* das Dot. Oberhalb der Karten sind die Grenzen von Inversionen aufgetragen.

eine kleinere, subterminale Inversion in E/L zu beobachten. Diese tritt stets in den Kreuzungen zwischen fünf verschiedenen österreichischen mit einem italienischen Stamm auf. In diesen Kreuzungen fand sich auch noch eine Inversion in A/R. Es scheinen also die beiden homozygoten Anordnungen geographisch getrennte Verbreitungsgebiete zu haben. Sonstige Inversionen wurden auch in den Kreuzungen zwischen den uns zur Verfügung stehenden Stämmen nicht beobachtet. *D. obscuroides* ist also wohl in ihren natürlichen Populationen bedeutend ärmer an Inversionen als *D. subobscura*. Von der häufigen und weit verbreiteten Inversion im J-Chromosom scheint jedoch eine Heterosiswirkung auszugehen.

*Drosophila bifasciata* Pom.

Von dieser seltenen Art stand uns nur ein Laboratoriumsstamm oberitalienischer Herkunft zur Verfügung. Wir haben die Art zwar auch in Österreich gefunden, ohne daß wir jedoch Stämme in Kultur nehmen konnten. Die Metaphase zeigt vier Paare V-förmiger Chromosomen und ein Paar kleiner, fast kugelförmiger (BUZZATI-TRAVERSO, l. c.). Dementsprechend finden sich im Riesenchromosomensatz acht lange und ein kurzes Element (PREVOSTI, l. c.). Die Zusammengehörigkeit der Elemente der V-förmigen Chromosomen kann auch hier nach Zertrümmerung des ziemlich großen und dichten Chromozentrums durch das bevorzugte Aneinanderhaften gewisser Elemente und durch die Feststellung fädiger Verbindungen nur mit beschränkter Sicherheit bestimmt werden. Diese Bestimmung ist noch dadurch erschwert, daß bei dieser Art — ähnlich wie bei *D. hydei* — die distalen Enden aller langen Elemente durch feine fädige Bildungen miteinander verbunden sind. Diese zerreißen bei der Präparation leichter bei den kürzeren Elementen, es kann aber auch vorkommen, daß sie erhaltenbleiben und das Element statt dessen aus dem Chromozentrum herausgerissen wird. Das X-Chromosom ist beim Männchen deutlich schwächer färbbar, jedoch nicht merklich schmäler als bei weiblichen Larven. Mit der von PREVOSTI gegebenen Zuordnung der Elemente zu den vier V-förmigen Chromosomen stimmen unsere Befunde überein. Seine Elemente 4 und 4' sind die beiden Schenkel des X-Chromosoms. Seine Elemente 3 und 3' sind sicher ein V-förmiges Autosom, während die Zusammengehörigkeit von 1 und 1', bzw. 2 und 2' uns nicht ganz gesichert erscheint. Das Element 2 trägt einen Balbianiring. Die Elemente sind durch die Form ihrer freien Enden und verschiedene auffallende Bandscheibengruppen recht gut zu charakterisieren. Unser Stamm enthält nur zwei verschiedene, kleinere einfache Inversionen. Sie liegen in der Nähe der distalen Enden der Elemente 1' und 2' und haben keine hohe Heterozygotenfrequenz. Soweit man nach diesem einen Stamm schließen kann, ist *D. bifasciata* nicht so reich an Inversionen wie *D. subobscura*.

*Drosophila ambigua* Pom.

Von dieser häufigen Art stand uns eine größere Anzahl von Stämmen zur Verfügung, die aus Wildfängen von geographisch zum Teil weit auseinander liegenden und ökologisch ungleichwertigen Plätzen Österreichs isoliert waren, zwei stammten aus Oberitalien, zwei aus der Schweiz und einer aus Schottland.

Die mitotische Metaphase (BUZZATI-TRAVERSO, l. c.) zeigt außer einem kleinen, kugelförmigen Chromosomenpaar vier V-förmige Chromosomenpaare, von denen

eines etwas länger als die anderen und annähernd isobrachial ist. Ein kürzeres, eher heterobrachiales Chromosom ist das X-Chromosom. Dementsprechend zeigt der Riesenchromosomensatz ein kurzes und acht verschieden lange Elemente, von denen zwei autosomale besonders lang sind (PREVOSTI, l. c.). Die beiden Schenkel des X-Chromosoms sind bei männlichen Larven bedeutend schwächer färbbar, aber nicht schmäler als bei weiblichen. Die Zusammengehörigkeit der anderen Elemente kann man an der Art erkennen, in der sie bei Zertrümmerung des großen, grobkörnigen Chromozentrums frei werden und außerdem daran, daß die zusammengehörigen Schenkel eines Chromosoms in ihrem strukturellen Gesamtcharakter gemeinsame Züge aufweisen. In der Zuteilung der Elemente stimmen wir vollkommen mit PREVOSTI überein. Seine ungleich langen Elemente 3 und 3' entsprechen, wie er auch schon festgestellt hat, den beiden Schenkeln des heterobrachialen A-(X)-Chromosoms, seine Elemente 1 und 1' unserem J-Chromosom, seine Elemente 2 und 2' (die in seiner Skizze wohl etwas gedehnt sind) wahrscheinlich unserem U-Chromosom und die Elemente 4 und 4' wahrscheinlich unserem E-Chromosom (Abb. 3).

Die Riesenchromosomen von *D. ambigua* zeigen strukturell einen von *D. subobscura*, *D. obscuroides* und auch von *D. bifasciata* deutlich verschiedenen Gesamtcharakter. Die Chromosomen sind stark tordiert und daher stark verknäult, so daß sie sich bei der Präparation schlecht entfalten. Die Scheibenfolge ist sehr dicht, so daß es an vielen Stellen schwer fällt, die benachbarten feineren Scheiben noch voneinander zu unterscheiden. Die meisten dicken, aber auch sehr viele dünnerne Scheiben zeigen Unterbrechungen, sie sind fragmentiert auch dort, wo kein puff vorliegt. Die Zahl der Dubletten ist bei vollreifen Chromosomen sehr hoch. Puffs sind relativ selten und meist nicht so ausgeprägt, wie bei *D. subobscura*. Der Nucleolus ist sehr groß, schwach färbbar und steht in keinem ersichtlichen Zusammenhang mit dem Chromozentrum. Der kurze Schenkel A/L des X-Chromosoms zeigt in dem mit einer Einschnürung beginnenden proximalen Endabschnitt eine sehr charakteristische Gruppe von starken Scheiben und in der Mitte eine Einschnürung mit einer starken Dublette. Der längere Schenkel A/R ist reich an starken Scheiben. Beide Schenkel haben etwas trompetenförmig erweiterte distale Enden. Bei der Isolierung bleibt stets ein sehr großer Teil des Chromozentrums am proximalen Ende von A/L hängen, dagegen nur sehr wenig Heterochromatin an A/R. Es ist wohl anzunehmen, daß das X-Chromosom am proximalen Ende seines kürzeren Schenkels eine längere heterochromatische Zone besitzt. Die beiden gleich langen Schenkel des Chromosoms E hängen bei der Präparation besonders fest zusammen durch Vermittlung einer größeren Heterochromatinmasse, die den beiden Elementen zu gleichen Teilen anzugehören scheint. Beide beginnen proximal mit einer Verbreiterung und haben sehr charakteristische distale Enden, an denen sie leicht erkannt werden können. Die ungleich langen Schenkel des U-Chromosoms zeigen an ihren proximalen Enden meist nur wenig Heterochromatin. U/L beginnt mit einigen starken Dubletten und auf diese folgt ein ziemlich konstantes puff. Die längsten Elemente sind die gleich langen Schenkel des J-Chromosoms. Sie lösen sich stets ohne anhaftendes Heterochromatin aus dem Chromozentrum. J/R zeigt in der Mitte seines proximalen Drittels den Balbianiring. Das distale Ende von J/L ist so konstant und charakteristisch in seiner Form, daß man daran das

Riesenchromosomenbild von *D. ambigua* sofort von den anderen Arten unterscheiden kann. Nach drei sehr stark färbbaren Scheiben ist der Endabschnitt faßförmig aufgetrieben und geradlinig abgeschlossen. Paarungslücken sind bei *D. ambigua* relativ häufig, ohne daß im Scheibenmuster der ungepaarten Partner ein Unterschied zu bemerken wäre. Besonders das E-Chromosom zeigt häufig Paarungslücken. In einzelnen Fällen umfaßt eine Paarungslücke die proximalen Enden der beiden Schenkel eines Chromosoms und der Spalt ist dann durch das Chromozentrum hindurch zu verfolgen. Solche Beobachtungen haben mit zur Zuordnung der Elemente zu den V-förmigen Chromosomen beigetragen.

Die Grenzen der in unseren Stämmen gefundenen Inversionen sind in der Chromosomenkarte (Abb. 3) eingetragen. Sehr verbreitet ist die einfache, subterminale Inversion in U/R, die von der Mitte der Zone 59 bis zur Mitte der Zone 63 reicht. Der von ihr umfaßte Bereich ist oft tordiert und zeigt häufig eine offenbar mechanisch bedingte Paarungslücke innerhalb der Inversionsschlinge, wodurch eine bezeichnende Steigbügelform zustande kommt. Diese Inversion kommt in allen von uns untersuchten Stämmen vor und erreicht bei den Larven oft eine Heterozygotenfrequenz von weit über 50 %. Andere Inversionen konnten nur in einem Stamm Schweizer Herkunft gefunden werden. Ihre heterozygoten Zustände waren sehr selten, so daß eine starke Asymmetrie in der Häufigkeitsverteilung der sie bedingenden Strukturtypen in den Kulturen angenommen werden muß. Es sind dies ein Komplex zweier übergreifender Inversionen im rechten Schenkel des A-Chromosoms, die an der gleichen oder fast der gleichen Stelle des Chromosoms beginnen, aber verschieden lang sind. Die kürzere reicht von Mitte 11 bis Mitte 12, die längere von Mitte 11 bis Mitte 16. Diese Inversion konnte auch allein beobachtet werden. Es ist also die Koexistenz von drei Strukturtypen des A-Chromosoms in diesem Stamm anzunehmen. Weiters wurde ein Komplex zweier ungefähr gleich langer, übergreifender Inversionen in E/L festgestellt, mit der Ausdehnung von 22/23 bis Ende 25, bzw. 25 bis zum 1. Drittel der Zone 28. Bei Kreuzungen zwischen den verschiedenen oben erwähnten Stämmen konnten keine weiteren Inversionen aufgedeckt werden. *D. ambigua* ist also im Vergleich zu *D. subobscura* arm an struktureller Mannigfaltigkeit. Die weite Verbreitung und die hohe Heterozygotenfrequenz der subterminalen Inversion in U/R spricht jedoch auch für eine Heterosiswirkung zumindest dieser Inversion.

#### *Drosophila tristis* MEIG.

Von dieser seltenen Art stand uns nur ein Stamm oberitalienischer Herkunft zur Verfügung. Wir haben zwar die Männchen dieser Art in Österreich mehrmals gefunden, doch gelang uns nicht die Isolierung eines Stammes. In der Metaphase der Mitosen zeigt *D. tristis* (BUZZATI-TRAVERSO, l. c.) außer dem Dot-Paar vier Paare V-förmiger Chromosomen, ähnlich wie *D. ambigua*. Auch hier erscheint das X-Chromosom leicht heterobrachial, aber im ganzen eher länger als die Autosomen. Dem entsprechend sind im Riesenchromosomensatz außer dem kurzen, acht lange Elemente festzustellen (PREVOSTI, l. c.). Die beiden Elemente des X-Chromosoms sind beim Männchen viel schwächer färbbar, aber nicht schmäler als beim Weibchen. Der eine Schenkel dieses Chromosoms ist doppelt so lang wie der andere. In der Zuordnung der Elemente zu den V-förmigen Chromosomen können wir mit PREVOSTI nicht übereinstimmen. Soweit man auf Grund seiner Skizze einen Vergleich mit unserer Karte vornehmen kann, sind

seine Elemente 3' und 4' die beiden Schenkel unseres A-(X-)Chromosoms, nicht aber 3 und 3'. Seine Elemente 2' und 4 scheinen unserem E-Chromosom und seine Elemente 2 und 3 unserem U-Chromosom zu entsprechen. Nur die Zusammengehörigkeit der Elemente 1 und 1' können wir bestätigen, die unserem J-Chromosom entsprechen.

Es wurde eine Chromosomenkarte von *D. tristis* angefertigt, auf deren Wiedergabe hier verzichtet wurde. Der Gesamtcharakter der Riesenchromosomen, wie auch ihre Gliederung in Elemente ähnelt sehr den Verhältnissen bei *D. ambigua*. Auch hier ist die Scheibenfolge sehr dicht und sehr viele Scheiben erscheinen fragmentiert. Auch hier sind die Chromosomen vielfach tordiert, daher stark geknäult und präparativ undankbar. Das A-(X-)Chromosom trägt proximal an seinem kurzen Schenkel eine große heterochromatische Masse, an seinem langen Schenkel eine kleinere. Andere Teile des großen, körnigen Chromozentrums bleiben mit den proximalen Enden der Chromosomen E und U verbunden, während die beiden gleich langen Schenkel des J-Chromosoms sich ohne Heterochromatin aus dem Chromozentrum lösen. Das proximale Ende von J/R ist in seiner Form für den Chromosomensatz besonders charakteristisch. Ein Balbianiring konnte im Gegensatz zu *D. ambigua* nicht nachgewiesen werden. Der Nucleolus ist kleiner und etwas besser färbbar als bei *D. ambigua*.

Unser Stamm ist reich an Inversionen. Zwei große einfache Inversionen umfassen die mittleren Abschnitte von U/R und U/L. Sie wurden nur gemeinsam im heterozygoten Zustand beobachtet. In J/L wurde eine einfache Inversion gefunden, die sich über  $\frac{2}{3}$  des Elements erstreckt. In J/R liegt ein Inversionskomplex, der sich fast über das ganze Element ausbreitet. Er kann in drei einfache Inversionen aufgelöst werden, von denen die längste, proximale über die Hälfte des Elements einnimmt. Die zweitlängste, distale greift über die erste über, während die kürzeste, in der Mitte des Elements liegende Inversion von der ersten eingeschlossen wird. Die Inversionen dieses Komplexes konnten nicht einzeln gefunden werden. Dagegen kommen die Inversion in J/L und der Komplex in J/R teils gemeinsam, teils getrennt im heterozygoten Zustand vor, so daß in diesem Stamm drei verschiedene Strukturtypen des J-Chromosoms koexistieren müssen. Die Heterozygotenfrequenz aller genannten Inversionen ist sehr hoch. Aus dem Gelege eines Mischfangs aus der Umgebung von Wien (Stammersdorf) konnten einige Larven präpariert werden, die sich zytologisch eindeutig als *D. tristis* erwiesen. Die Präparate zeigen den gleichen Inversionskomplex in J/R wie der italienische Stamm, außerdem aber noch mehrere einfache und übergreifende Inversionen in anderen Elementen, die aber wegen der Unzulänglichkeit der Präparate nicht lokalisiert werden konnten. Die strukturelle Mannigfaltigkeit der natürlichen Populationen von *D. tristis* dürfte also sehr groß sein, vielleicht so groß wie bei *D. subobscura*. Es liegt bei dieser Art eine ähnliche Problematik vor. Es ist schade, daß die Seltenheit dieser Art und die größeren Schwierigkeiten bei ihrer Haltung und Präparation umfangreichen Untersuchungen als Hindernisse im Wege stehen.

#### Zusammenfassung.

1. Es werden Chromosomenkarten von *D. subobscura*, *D. obscuroides* (= *obscura* FALL.) und *D. ambigua* vorgelegt und die Zuordnung der Riesenchromosomen-Elemente dieser Arten und von *D. bifasciata* und *D. tristis* zu den Mitose-Chromosomen erörtert.

2. Auf Grund von Untersuchungen an zahlreichen Stämmen von *D. subobscura*, die aus Wildpopulationen verschiedener Standorte in Österreich, Großbritannien, Oberitalien und der Schweiz abgeleitet worden sind, werden allgemeine Feststellungen über die qualitative Mannigfaltigkeit der chromosomal Struktur dieser Art und die Bedeutung der Inversionen in den natürlichen Populationen mitgeteilt. Es konnten bisher etwa 40 verschiedene Inversionen und deren Kombinationen in Form übergreifender Komplexe festgestellt werden. Die Heterozygotenfrequenz mancher dieser Inversionen erreicht, ja überschreitet in den Kulturen 50%. Viele Inversionen haben ein sehr weites Verbreitungsgebiet. Eine Beziehung zur Ökologie des Standortes konnte nicht gefunden werden. Durch Inzucht konnte ein strukturell homozygoter Stamm von guter Vitalität gewonnen werden, der in fünf Inversionen von einer anderen, in der Natur mehrfach gefundenen homozygoten Anordnung abweicht.

3. *D. obscuroides* (= *obscura* FALL.) ist auf Grund der Untersuchung mehrerer Stämme von verschiedener Herkunft bedeutend ärmer an Inversionen. Eine weit verbreitete Inversion zeigt stets eine hohe Heterozygotenfrequenz.

4. Auch *D. ambigua*, von der eine Reihe von Stämmen verschiedener Herkunft untersucht werden konnte, ist arm an Inversionen. Eine Inversion zeigt eine sehr weite Verbreitung und eine hohe Heterozygotenfrequenz.

5. *D. bifasciata* und *D. tristis* konnten nur in je einem Stamm geprüft werden. *D. bifasciata* scheint arm an Inversionen zu sein, während bei *D. tristis* zahlreiche Inversionen, auch übergreifende Komplexe gefunden werden konnten.

Wir danken Mr. E. B. BASDEN, Dr. H. BURLA, Prof. A. BUZZATI-TRAVERSO, Prof. E. HADORN, Prof. J. B. S. HALDANE, Mrs. H. SPURWAY-HALDANE und Frl. E. ZOLLINGER für die Überlassung von Stämmen und anderem Material.

#### Literatur.

BASDEN, E. B.: Some Drosophilidae (Diptera) of the British Isles. Ent. Mon. Mag. 88, 200—201 (1952). — BRITO DA CUNHA, A., H. BURLA and TH. DOBZHANSKY: Adaptive chromosomal polymorphism in *Drosophila Willistoni*. Evolution 4, 212—235 (1950). — BURLA, H.: Systematik, Verbreitung und Ökologie der *Drosophila*-Arten der Schweiz. Rev. suisse Zool. 58, 23—175 (1951). — BUZZATI-TRAVERSO, A.: Genetica di Popolazioni in *Drosophila*. II. I cromosomi di 5 specie del „Gruppo obscura“ e la incrociabilità di varie razze geografiche. Sci. Genet. (Torino) 2, 1—18 (1942). — CAIN, A. J., J. E. COLLIN and V. R. DEMERE: Correct application of the name *Drosophila obscura* FALLEN and notes on the type of *D. tristis* FALL. Ent. Mon. Mag. 88, 193—196 (1952). — EMMENS, C. W.: The morphology of the nucleus in the salivary glands of four species of *Drosophila*. Z. Zellforsch. 26, 1—19 (1937). — FRIZZI, G.: I cromosomi delle ghiandole salivari di *Drosophila subobscura* COLLIN. Sci. Genet. (Torino) 3, 205—214 (1950). — GORDON, C.: The frequency of heterozygosis in freeliving populations of *Drosophila melanogaster* and *Drosophila subobscura*. J. Genet. 33, 25—60 (1936). — HADORN, E., H. BURLA, H. GLOOR u. F. ERNST: Beitrag zur Kenntnis der *Drosophila*-Fauna von Südwesteuropa. Z. Vererbungslehre 84, 133—163 (1952). — HIPPSCH, R.: Linkage groups and chromosomes of *Drosophila subobscura*. DIS 26 (1952). — PHILIP, U.: The chromosomes of *Drosophila subobscura*. DIS 14, 53—54 (1941). — PHILIP, U., J. M. RENDEL, H. SPURWAY and J. B. S. HALDANE: Genetics and karyology of *Drosophila subobscura*. Nature (Lond.) 154, 260 (1944). — PREVOSTI, A.: Cromosomas gigantes de las glándulas salivales de cuatro especies europeas de *Drosophila*, pertenecientes al grupo de la „obscura“. Genet. Iberica 2, 185—192 (1950). — SOKOLOV, N. N., and N. P. DUBININ: Permanent heterozygosity in *Drosophila*. DIS 15, 39—40 (1941). — SPURWAY, H., and U. PHILIP: Genetics and cytology of *Drosophila subobscura*. VII. Abnormal gene arrangements in element A. J. Genet. 51, 198—215 (1952). — ZOLLINGER, E.: Ein strukturell homozygoter Stamm von *Drosophila subobscura* aus einer Wildpopulation. Arch. Klaus-Stiftg 25, 33—35 (1950).

Prof. Dr. F. MAINX, Institut für allgemeine Biologie der Universität Wien (Österreich).

Aus dem Institut für Allgemeine Biologie der Universität Wien.

ARTKREUZUNGSVERSUCHE IN DER *OBSCURA*-GRUPPE  
DER GATTUNG *DROSOPHILA*.

Von

THEA KOSKE.

Mit 1 Textabbildung.

(Eingegangen am 29. September 1952.)

Seit 2 Jahren wurden Kreuzungsversuche zwischen verschiedenen Arten der *obscura*-Gruppe der Gattung *Drosophila* durchgeführt. Die große morphologische Ähnlichkeit der Arten innerhalb dieser Gruppe, besonders die Ähnlichkeit im Bau des Geschlechtsapparates ließen diese Versuche vorerst aussichtsreich erscheinen.

Die Versuche wurden anfangs in den gewöhnlichen *Drosophila*-Flaschen angesetzt, unter Verwendung einer möglichst großen Individuenzahl der zu kreuzenden Arten. Später wurde es versucht, durch die Verwendung von eigens hierzu konstruierten Populationskästen die artfremde Kopula zu befördern. Es handelte sich um Holzkästen, die in der Mitte durch ein feines Drahtnetz durchgeteilt waren. Auf den beiden Seiten des Netzes befanden sich die beiden reziproken Kreuzungsversuche. Solche Anordnungen hatten sich bei Artkreuzungsversuchen mit Schmetterlingen bewährt. In unserem Fall konnten jedoch keine besonderen Erfolge erzielt werden, wohl wegen der vorwiegend optischen Orientierung von *Drosophila* beim Kopulationsakt, im Gegensatz zu den durch Geruchsstoffe gelenkten Lepidopteren. Zuletzt wurden die besten Erfolge in Tubengläsern erzielt, in denen die Fliegen auf einen kleineren Raum zusammengedrängt sind.

Die ersten Versuche erstreckten sich auf Kreuzungen zwischen den europäischen Arten der *obscura*-Gruppe. Es wurden die Arten *D. subobscura*, *D. obscuroides*, *D. ambigua*, *D. bifasciata* und *D. tristis* verwendet, wobei von den 3 erstgenannten Arten mehrere Stämme von verschiedener Herkunft zur Verfügung standen. Die Kreuzungen wurden stets auch reziprok angesetzt. Sie ergaben durchwegs negative Resultate, trotz mehrfacher Wiederholung. Ob Kopulæ mit Insemination vorgekommen sind, wurde nicht untersucht. Es wurden offenbar nur unbefruchtete Eier abgelegt, wenigstens kam es niemals zum Schlüpfen von Larven. Dieses Resultat deckt sich mit einer Mitteilung BUZZATI-TRAVERSOS, der schon früher solche Versuche ohne Erfolg vorgenommen hat. Es sind also zwischen den europäischen Vertretern der *obscura*-Gruppe trotz ihrer großen morphologischen Ähnlichkeit sehr strenge Sterilitätsgrenzen vorhanden.

Daher beschränkten sich die weiteren Bastardierungsversuche auf Kreuzungen zwischen amerikanischen und europäischen Arten der *Drosophila obscura*-Gruppe. Von amerikanischen Arten dieser Gruppe standen *D. affinis* (Lebanon), *D. azteca*, *D. athabasca*, *D. algonquin*, *D. miranda*, *D. pseudoobscura* und *D. persimilis* zur Verfügung. Von *D. pseudoobscura* lagen 6 verschiedene Stämme vor mit den Herkunftsbezeichnungen: La Grande, Aspen 3, Aspen, Pinion Arrow, Amecameca und Oaxaca; von *D. persimilis* 5 verschiedene Stämme: Sequoia, Aspen I., Tou-lumne II., Porcupine und Hope Klamatt. Von europäischen Arten verwendete ich zu diesen Kreuzungsversuchen hauptsächlich *D. ambigua*, und zwar einen Inzuchstamm Schweizer Herkunft mit der Bezeichnung 5/124, einen aus Pal-lanza (Italien) und 2 Stämme aus Edinburgh (Schottland) mit den Bezeichnungen

122 und 193. Außerdem konnten zu den Kreuzungen noch einige Mutanten von *D. ambigua* herangezogen werden, die von A. KARLIK (unpubliziert) in unserem Institut als spontane, bzw. strahleninduzierte Mutanten gefunden worden sind. Es sind dies die in DIS, 23—25 kurz beschriebenen Mutanten *Bd* (*Beaded*), *ct* (*cut*), *cv* (*crossveinless*) und *w<sup>or</sup>* (*orange*). Es wäre interessant die Wirkung der mutierten Allele im Bastard zu prüfen, doch konnten gerade in diesen Kreuzungen bisher keine Imagines erzielt werden. *D. bifasciata* und *D. tristis* zog ich in einem geringeren Ausmaß zu den Kreuzungsversuchen heran.

Während meiner Untersuchungen wurde mir aus einer brieflichen Mitteilung von Prof. A. BUZZATI-TRAVERSO bekannt, daß ihm die Artkreuzung *ambigua* ♀ × *pseuoobscura* ♂ gelungen sei, worüber heute eine vorläufige Mitteilung vorliegt (1951). Ebenso wie bei BUZZATI-TRAVERSO verlief auch bei mir ein Großteil der Kreuzungen negativ und nur in einigen Fällen wurden befruchtete Eier abgelegt, von denen sich einige bis zu kleinen Puppen entwickelten, die aber immer abstarben. Dies war der Fall bei folgenden Kreuzungen:

*ambigua* (5/124) ♀ × *persimilis* (Sequoia) ♂  
*persimilis* (Sequoia) ♀ × *ambigua* (*Bd*) ♂  
*tristis* ♀ × *persimilis* (Sequoia) ♂  
*ambigua* (Edinburgh 122) ♀ × *persimilis* (Aspen I.) ♂  
*persimilis* (Aspen I.) ♀ × *ambigua* (Edinburgh 122) ♂  
*persimilis* (Aspen I.) ♀ × *bifasciata* ♂  
*persimilis* (Toulumne II.) ♀ × *ambigua* (*Bd*) ♂  
*ambigua* (*Bd*) ♀ × *persimilis* (Toulumne II.) ♂  
*ambigua* (*cv*) ♀ × *pseuoobscura* (Oaxaca) ♂  
*pseuoobscura* (Oaxaca) ♀ × *tristis* ♂  
*pseuoobscura* (La Grande) ♀ × *ambigua* (Edinburgh 193) ♂  
*ambigua* (Edinburgh 193) ♀ × *pseuoobscura* (La Grande) ♂  
*pseuoobscura* (La Grande) ♀ × *ambigua* (*Bd*) ♂  
*ambigua* (*ct*) ♀ × *pseuoobscura* (Aspen 3) ♂  
*pseuoobscura* (Aspen 3) ♀ × *ambigua* (*ct*) ♂  
*pseuoobscura* (Amecameca) ♀ × *ambigua* (*Bd*) ♂  
*pseuoobscura* (Pinion Arrow) ♀ × *ambigua* (*ct*) ♂  
*ambigua* (*ct*) ♀ × *pseuoobscura* (Pinion Arrow) ♂

Leider starben die meisten Larven so jung, daß es nicht möglich war auswertbare Riesenchromosomenpräparate zu machen.

Im Laufe der 2 Jahre, in denen zahlreiche Versuche dieser Art angesetzt wurden, gelang es nur 2mal Bastardlarven großzuziehen und sogar einige Imagines zu bekommen. Die erste Kreuzung, in der sich die Bastardgeneration bis zur Imago entwickelte, war die Kreuzung *pseuoobscura* (Oaxaca) ♀ × *ambigua* (5/124) ♂. Die Bastarde ähnelten in ihrem Gesamthabitus den *pseuoobscura*-Tieren. Genauere Angaben sind schwer zu machen, da beide Arten einander morphologisch sehr ähnlich sind und nur kleinere quantitative Unterschiede sie voneinander trennen. Nur am Hypopygium und an den Geschlechtskämmen sind genauere Unterscheidungsmerkmale zu finden. Bei den Ausgangsarten verhält es sich so, daß die Borstenzahl des Kammes am Hypopygium bei *pseuoobscura* zwischen 5 und 6 variiert, während sie bei *ambigua* immer 8 ist. Bei den Bastarden schwankte die Borstenzahl zwischen 6 und 7, verhielt sich also intermediär. Die Zahl der Borsten an den Geschlechtskämmen ist bei *pseuoobscura* meist 6 an beiden Kämmen oder 6 am Metatarsus und 5 am anschließenden Tarsalglied. Hingegen sind die Geschlechtskämme von *ambigua* sehr ver-

schieden beborstet. Die Borstenzahl des Kammes am Metatarsus schwankt zwischen 6, 7, 8 und sogar 10, während der Kamm des anschließenden Tarsalgliedes fast immer 8borstig ist. Alle Bastardmännchen hatten auf beiden Kämmen je 6 Borsten. Dieses Merkmal nähert sich mehr dem *pseudoobscura*-Typus. Die Bastarde waren untereinander sowie auch bei Rückkreuzung mit beiden Elternarten steril.

Von einigen verpuppungsreifen Larven konnten Speicheldrüsenpräparate hergestellt werden, die eine befriedigende Analyse der Riesenchromosomenverhältnisse gestatteten. BUZZATI-TRAVERSO (l. c.) stellte fest, daß die Elemente der beiden Arten völlig ungepaart bleiben. Im Gegensatz hierzu konnte ich in meinen Präparaten eine so gute Paarung beobachten, daß eine weitgehende Homologisierung der Chromosomen durchgeführt werden konnte. Worauf dieser Unterschied im Verhalten beruht, weiß ich nicht. Es wäre möglich, daß die Paarung nur unter solchen Umständen eintritt, die auch die Entwicklung der Bastarde bis zur Imago gestatten, was bei BUZZATI-TRAVERSO offenbar nie der Fall war. Auch in meinen Präparaten war das Ausmaß der Paarung starken Schwankungen unterworfen, oft auch in den verschiedenen Kernen einer Larve.

Die Riesenchromosomenverhältnisse der Ausgangsarten waren die folgenden: der Stamm *ambigua* (5/124) ist bis auf eine kleine subterminale Inversion im U/R-Chromosom homozygot. Der Stamm *pseudoobscura* (Oaxaca) hat eine übergreifende Inversion gegen das distale Ende des III-Chromosoms zu, die bei 79/80 beginnt; außerdem eine sehr selten auftretende subterminale Inversion im II-Chromosom.

Wie zu erwarten war, zeigte der Bastard in seiner Riesenchromosomenstruktur äußerst komplizierte Verhältnisse. Den 4 metazentrischen Chromosomen von *ambigua* stehen ein meta- und 3 akrozentrische Chromosomen von *pseudoobscura* gegenüber. Die Paarungsverhältnisse zeigten, daß im Bastard jedem metazentrischen Autosom von *ambigua* ein akrozentrisches von *pseudoobscura* entspricht. Nur beim X-Chromosom, das in beiden Fällen metazentrisch ist, liegen die Verhältnisse einfach. Beide Arten besitzen ein ausgeprägtes Chromozentrum mit viel Heterochromatin, das auch beim Bastard vorhanden ist, sich hier aber nur zum Teil aus den vereinigten Heterochromatinbeständen der beiden Arten aufbaut. Von ihm strahlen auch im Bastard die Elemente aus. Hierbei ist das Gesamtbild, abgesehen von den metazentrischen X-Chromosomen beider Arten, durch die akrozentrischen Autosomen von *pseudoobscura* insofern bestimmt, als nur diese mit ihrem heterochromatischen, den Kinetochor umfassenden Ende an dem Aufbau des Chromozentrums teilnehmen, während die ihnen im großen und ganzen homologen metazentrischen Autosomen von *ambigua* ihrem Verlauf folgen und dadurch mit ihren den Kinetochor umfassenden Mittelstücken nicht am Aufbau des Chromozentrums teilnehmen können. Dafür sind oft ihre entsprechenden freien Enden durch die Paarung mit den *pseudoobscura*-Chromosomen bis in das Chromozentrum hineingezogen. BUZZATI-TRAVERSO (l. c.) sah bei fehlender Paarung 13 lange Elemente aus dem Chromozentrum entspringen. Dies zeigt, daß bei fehlender Paarung zwischen den euchromatischen Anteilen die Paarungsaffinität des Heterochromatins beider Arten vorwiegt und dann die metazentrischen Autosomen von *ambigua* mit ihren Spindelfaseransatzstellen ebenfalls am Aufbau des Chromozentrums teilnehmen. Ich konnte diese Erscheinung, wie

später noch erwähnt, als Ausnahme dann feststellen, wenn die Paarung auf einer weiten Strecke unterblieben war.

Es war verhältnismäßig leicht die einzelnen Elemente des Riesenchromosomensatzes des Bastards mit denen der beiden Ausgangsarten zu homologisieren. Ein Vorteil bestand darin, daß die distalen Enden der Chromosomen fast immer und meist auch ihre proximalen Enden gepaart waren. Dies erleichterte die Identifizierung der Elemente und ihre Homologisierung. Es ergab sich, daß dem II-Chromosom von *pseudoobscura* das J-Chromosom von *ambigua*, dem III-Chromosom von *pseudoobscura* das E-Chromosom von *ambigua* und dem IV-Chromosom von *pseudoobscura* das U-Chromosom von *ambigua* gleichzusetzen ist. Und zwar erfolgt die Paarung der beiden artfremden Elemente so, daß das distale Ende des II-Chromosom von *pseudoobscura* dem distalen Ende des rechten Schenkels von J (*amb*), das proximale Ende von II (*pseud*) dem distalen Ende von J/L (*amb*) gleichzusetzen ist. Bei der Nomenklatur der Chromosomen, sowie bei den folgenden Zonenangaben für die Abgrenzung der gepaarten, bzw. ungepaart gebliebenen Strecken beziehe ich mich einerseits auf die Chromosomenkarte von *D. pseudoobscura* von C. C. TAN (1937), andererseits auf die Chromosomenkarte von *D. ambigua* (MAINX, KOSKE und SMITAL 1952). Anschließend sollen die Paarungsverhältnisse der einzelnen Elemente des Bastards und die daraus zu erschließenden Strukturunterschiede zwischen beiden Arten genauer besprochen werden.

Das Element II (*pseud*) bzw. J (*amb*) erscheint immer gepaart bis zur Grenze 58/59 von II (*pseud*), d. i. 93 des rechten Schenkels von J (J/R *amb*), wo entweder eine Paarungslücke beginnt, die bis etwa zur Mitte von 58 von II (*pseud*), d. i. 92 von J/R (*amb*) reicht, oder — und dies ist häufiger der Fall — es beginnt bei 57 von II (*pseud*), d. i. 88/89 von J/R (*amb*) ein großer Inversionskomplex, der auch oft in Form eines Shifts in Erscheinung treten kann und bis etwa 47 oder Grenze 46/47 des II (*pseud*), d. i. etwa 71 oder 71/72 von J/L (*amb*) reicht. Bis 43/44 (II *pseud*), d. i. 78 (J/L *amb*), herrscht vollkommene Paarung, dann beginnt ein ungepaartes Stück, das bis zum Anfang der Zone 45 (II *pseud*), bzw. 75 (J/L *amb*) reicht. Diese 3 genannten Störungen können alle gleichzeitig auftreten. Es ist aber auch oft der Fall, daß schon bei 61/62 (II *pseud*), bzw. 97/98 (J/R *amb*), ein Inversionskomplex beginnt, der dann auch bis 46/47 (II *pseud*), bzw. 71/72 (J/L *amb*) reicht. Einige Male fand ich, daß dieser dann nach einem ganz kurzen gepaarten Stück gleich in eine große Paarungslücke übergeht und diese reichte dann wieder bis 43 (II *pseud*), bzw. 78/79 (J/L *amb*). Selten fand ich, daß ab 43 (II *pseud*), bzw. 78/79 (J/L *amb*) weiterhin die Paarung unterblieb und nur ein haploider Strang ins Zentrum führte.

Das Chromosom III (*pseud*), bzw. E (*amb*) weist immer einen großen Inversionskomplex auf, der bei 80/81 des III-Chromosoms von *pseudoobscura*, bzw. 39 des rechten Schenkels des E-Chromosoms von *ambigua* beginnt und bis etwa 72 (III *pseud*) reicht. Bei *ambigua* dürfte dieser Punkt schon im linken Schenkel des E-Chromosoms liegen. Manchmal beginnt die Inversion erst bei 79 (III *pseud*), bzw. 38 (E/R *amb*). Es folgt dann eine gestörte Stelle bei 65/66 (III *pseud*), bzw. 25/24 (E/L *amb*), die sich in verschiedenen Formtypen äußert; entweder findet sich dort eine haploide Schlinge oder es erscheint dieses Stück nur mangelhaft gepaart und die haploiden Stränge sind stark gewunden. Von da an verläuft das Element gepaart bis ins Zentrum.

Das IV-Chromosom (*pseud*), bzw. U-Chromosom (*amb*) ist verhältnismäßig am besten gepaart. Es weist kleinere, gestörte Stellen in der Mitte auf, die sich entweder in Form von kleineren Paarungslücken ausdrücken oder es sind die beiden Stränge stark umeinander gewunden. Ein seltener Fall war, daß die Paarung bis 84/85 (IV *pseud*), bzw. 61 (U/R *amb*) gut war und von da ab überhaupt keine Paarung mehr erfolgte.

Beim X-Chromosom ist es nicht möglich Zonenangaben zu machen, da keine Chromosomenkarte von *pseudoobscura* für das X-Chromosom zur Verfügung stand. Der längere Schenkel des X-Chromosoms von *pseudoobscura* ist identisch mit dem rechten Schenkel des X-Chromosoms (A) von *ambigua*. Das distale Ende ist stets gepaart. Etwa im ersten Drittel des Elements liegt ein Inversionskomplex und von ihm aus verlaufen dann die beiden haploiden Stränge ungepaart ins Zentrum. Eine andere Form der Anordnung war die, daß es vom ersten Drittel an überhaupt zu keiner Paarung mehr kam. Der kürzere Schenkel des X-Chromosoms von *pseudoobscura*, der homolog dem linken Schenkel des X-Chromosoms (A) von *ambigua* ist, verläuft aber im großen und ganzen gepaart.

Die 2. Kreuzung, bei der es zur Entwicklung von erwachsenen Larven und Imagines kam, war die Kreuzung vom *ambigua* (Pallanza) ♀ × *persimilis* (Sequoia) ♂. Die Bastarde machten grob betrachtet den Eindruck einer Mischform beider Arten. Der Hypopygienkamm, der bei *ambigua* 8- und bei *persimilis* 7 (manchmal 6) borstig ist, trägt bei den Bastardmännchen entweder an beiden Kämmen 7 oder an einem 7 und am anderen 8 Borsten. Außerdem fällt auf, daß die Borsten, die normalerweise alle gleich lang sind, ganz unregelmäßige Längen aufweisen. Die Borstenzahl der Geschlechtskämme des Bastards nähert sich mit 6 Borsten an beiden, oder mit 6 am Metatarsus und 5 am anschließenden Tarsalglied mehr der von *persimilis*. *Persimilis* hat meist 6 Borsten an beiden Kämmen, am Tarsalglied findet sich oft noch eine etwas abstehende 7. Borste. Ich fand aber auch, daß manchmal beide Kämme 5 borstig sind. Bei *persimilis* sind die Hoden dunkelrot gefärbt, sind groß und prall, fast rundlich, das Paragonium ist hornförmig und etwas eingerollt. Hingegen sind die Hoden bei *ambigua* orangefarbig und etwas kleiner und länglicher als die von *persimilis*, die Paragoniumform ist lappig. Die Hoden der Bastardmännchen waren ihrer Farbe und Form nach denen von *ambigua* ähnlich, während aber das Paragonium eine intermediaire Form zwischen den beiden Ausgangsarten aufwies, vielleicht etwas ähnlicher dem von *persimilis*. Die Bastarde dieser Kreuzung waren untereinander und mit den Elternarten völlig steril.

Die Struktur der Riesenchromosomen der Ausgangsarten war bei *ambigua* (Pallanza) so gut wie homozygot bis auf eine kleine, gelegentlich auftretende, subterminale Inversion im U/R-Chromosom, bei *persimilis* (Sequoia) findet sich gegen das distale Ende des III-Chromosom ein größerer Inversionskomplex, der aber auch in Form eines Shifts auftreten kann. Das gleiche Chromosom verläuft dann oft ungepaart bis zum Zentrum. Auch kommt es manchmal vor, daß das ganze III-Chromosom ungepaart bleibt.

Die Struktur der Riesenchromosomen der Bastardlarven bestätigte die von der ersten Kreuzung her aufgestellte Homologisierung der Elemente. Auch in diesem Fall waren die proximalen Enden meist gepaart und die Paarungsstörungen erstreckten sich im großen und ganzen über dieselben Bereiche.

Der längere Schenkel des X-Chromosoms von *persimilis*, der identisch ist mit A/R (*amb*), weist im 2. Drittel einen Inversionskomplex auf. Manchmal tritt aber auch nur eine einfache Inversion auf. Dem distalen Ende zu tritt wieder Paarung ein. Der andere Schenkel ist in seinen beiden Enden gepaart, über die Mitte erstreckt sich ein großer Inversionskomplex, der manchmal an beiden Seiten in längere Paarungslücken übergeht.

Das II (*pers*), bzw. J-Chromosom (*amb*) ist vom Zentrum an ein Stück gepaart und dann erscheint dieses Element in sehr verschiedenen Paarungstypen. Eine Möglichkeit ist die, daß im Bereich gegen das distale Ende von J/L (*amb*) eine einfache Inversion aufscheint und der dem rechten Schenkel von J (*amb*) homologe Teil haploid bleibt. Eine andere Möglichkeit besteht darin, daß ab 61 (II *pers*), bzw. 97 (J/R *amb*) eine Doppelinverson erscheint und daß nach einem ganz kurzen gepaarten Stück etwa von 48—51 (II *pers*) ein Shift verläuft. Die 3. Möglichkeit ist die, daß das Element ab 61 (II *pers*), bzw. 97 (J/R *amb*) nur mangelhaft gepaart, mit vielen kleineren Paarungslücken sowie Stellen mit nur umeinander gewundenen haploiden Strängen, verläuft. Die letzte Möglichkeit, die ich aber nur selten sah, ist die, daß das Chromosom vom Zentrum etwa bis in die Mitte des Stücks, das dem linken Schenkel von J (*amb*) entspricht, gepaart ist, daß dann der restliche Teil von J/L (*amb*) ins Zentrum zurückgeht und daß am distalen Ende des haploiden Stranges, der dem II-Chromosom (*pers*) gleichzusetzen ist, eine kurze Paarung mit einem, dem J/R (*amb*) gleichzusetzenden Element stattfindet. Diese Paarung ist aber nur kurz und beide Stränge verlaufen etwa ab 61 (II *pers*), bzw. 97 (J/R *amb*) wieder getrennt voneinander.

Auch beim III- (*pers*), bzw. E-Chromosom (*amb*) fand ich verschiedene Paarungstypen. Entweder beginnt eine Doppelinverson bei 80 (III *pers*), bzw. 39 (E/R *amb*), die bis etwa 70 (III *pers*), bzw. 19 oder 20 (E/L *amb*) reicht. Oder es tritt ein riesiger Inversionskomplex auf, der von 77 oder 78 (III *pers*), bzw. 35 (E/R *amb*) bis etwa 66/67 (III *pers*), bzw. 23 (E/L *amb*), reicht. Es können aber auch nur Störungen geringerer Art im sonst gepaarten Verlauf des Elementes auftreten, die größte davon ist bei 80 (III *pers*), bzw. 39 (E/R *amb*) zu lokalisieren. Manchmal zeigt sich in diesem Fall aber auch noch eine einfache Inversion gegen das Zentrumsende zu.

Das IV- (*pers*), bzw. U-Chromosom (*amb*) zeigt ab 97/98 (IV *pers*), bzw. 47/48 (U/L *amb*) eine Paarungslücke, die bis 95/96 (IV *pers*), bzw. 42/43 (U/L *amb*) reicht. Außerdem finden sich kleinere Paarungsunterbrechungen bei 98/99 (IV *pers*), bzw. 49 (U/L *amb*). Oft erscheint das ganze Chromosom durchlaufend gewunden, ohne daß die beiden Partner zu einem einheitlichen Element verschmolzen sind. Gegen das Ende hin tritt aber wieder richtige Paarung ein.

Das Dot-Chromosom, das ich im allgemeinen einheitlich gepaart fand, war nur in wenigen Einzelfällen ungepaart, also haploid geblieben.

Bei fast allen hier erwähnten Paarungslücken handelt es sich nicht um gewöhnliche Paarungslücken, bei denen die beiden haploiden Stränge dieselbe Scheibenfolge haben, es aber aus irgendeinem Grunde zu keiner Paarung gekommen ist. Hier handelt es sich vielmehr um Stellen, bei denen es zu keiner Paarung kommen kann, da die beiden haploiden Stücke nicht homolog sind oder nur zum Teil homologe Abschnitte enthalten. Auffallend ist ferner, daß kürzere oder längere Partien der Elemente so oft nicht zu einem einheitlichen diploiden Strang

verschmolzen sind, sondern die beiden Partner einander nur stark genähert und umeinandergewunden erscheinen. Bei genauerer Betrachtung kann man wohl auch in solchen Zonen einzelne durchlaufende Bandscheiben oder -gruppen feststellen. Dieser Paarungstypus kommt vielleicht so zustande, daß die haploiden Partner im jungen Zustand noch nicht oder fast gar nicht gepaart sind und daß erst mit der Zunahme des Grades der Polytänie die Anziehungskraft zueinander wächst. Bei beiden Kreuzungen fiel es auf, daß manche Abschnitte der Elemente in so stark verschiedenen Paarungstypen beobachtet werden konnten. Über den

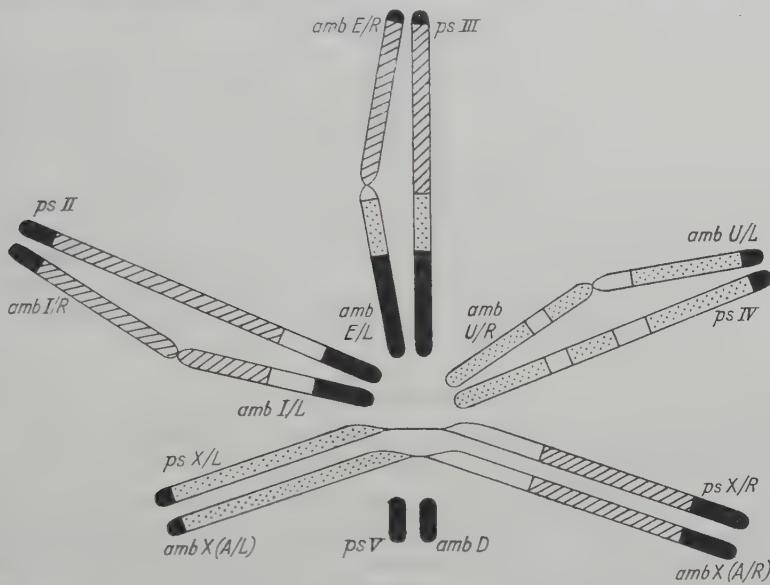
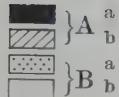


Abb. 1.



A. Homologisierbare Zonen a mit gleicher Bandscheibenfolge; b invertiert.

B. Nicht oder nur teilweise homologisierbare Zonen. a Zonen, in denen die haploiden Stränge umeinandergewunden erscheinen, mit gelegentlicher Paarung einzelner Stellen; b stets ungepaart.

gleichen Abschnitt erstreckte sich manchmal eine Paarungslücke, ein anderes Mal eine übergreifende Inversion, die auch als Shift erscheinen konnte, ein anderes Mal eine einfache Inversion oder ein noch anders gestaltetes Paarungsbild. Dieses unterschiedliche Verhalten erschwerte in manchen Gebieten die Homologisierung der Zonen. Es beruhte in bestimmten Chromosomen wohl zum Teil darauf, daß in den Ausgangsstämmen selbst verschiedene Strukturtypen des entsprechenden Chromosoms vorhanden waren und daher auch im Bastard zum Ausdruck kommen mußten. Zum Teil kann aber dieser Umstand nicht für die Unterschiede verantwortlich gemacht werden. Diese beruhen dann wohl darauf, daß die Verteilung der homologen Abschnitte in den beiden Partnern so kompliziert ist, daß die Absättigung der vorhandenen Paarungsaaffinitäten in verschiedener Weise, z. B. einmal durch eine einfache, einmal durch eine übergreifende Inversion erfolgen kann. Dabei wird wohl jeweils nur ein Teil der vorhandenen Affinitäten abgesättigt, wobei dann einmal die eine, einmal die andere Gruppe von homologen Stücken ungepaart bleiben muß.

Aus den eben angeführten Gründen ist es nicht ganz einfach sich ein einheitliches Urteil über die Homologisierung der Zonen in den einzelnen Elementen zu bilden. Wenn auch über die Homologisierung der Chromosomen im großen und ganzen kein Zweifel bestehen kann, können die Aussagen über die Homologisierung der einzelnen Abschnitte zum Teil nur pauschalmäßig gelten und in den einzelnen Feinheiten müssen Unklarheiten bestehenbleiben. Trotz dieser Bedenken soll in dem folgenden Schema (Abb. 1) eine graphische Darstellung der Homologisierbarkeit der einzelnen Zonen versucht werden. Dabei sind jene Paarungstypen zugrunde gelegt, die am häufigsten gesehen werden konnten.

Unsere Befunde ergänzen in interessanter Weise die von DOBZHANSKY und TAN (1936) durchgeführte Homologisierung zwischen den Chromosomen von *D. pseudoobscura* und *D. miranda*. Sie sprechen dafür, daß in der Phylogenie der Gruppe der Übergang zwischen akrozentrischen und metazentrischen Chromosomentypen in der einen oder anderem Richtung durch Verlagerung des Spindelfaseransatzes erfolgt ist, wobei die Individualität der Chromosomen im großen und ganzen erhalten geblieben ist. Diese Verlagerung muß daher durch intrachromosomale Dislokationsvorgänge erfolgt sein, etwa durch perizentrische Inversionen. Unser Befund spricht aber dagegen, daß diese phylogenetischen Änderungen im Chromosomensatz durch interchromosomale Translokationsvorgänge vor sich gegangen sind.

#### *Zusammenfassung.*

1. Versuche zwischen 5 europäischen Arten der *obscura*-Gruppe der Gattung *Drosophila* Artbastarde zu erzielen blieben erfolglos.

2. Bei Kreuzungsversuchen zwischen amerikanischen und europäischen Arten der *obscura*-Gruppe konnten Erfolge bei Kreuzungen zwischen *Drosophila pseudoobscura*, bzw. *Drosophila persimilis* einerseits und *Drosophila ambigua*, *Drosophila tristis* und *Drosophila bifasciata* andererseits erzielt werden. In den meisten Fällen starben die Larven in jungem Zustand ab oder es kam zur Bildung einiger Puppen, die nicht schlüpften. Nur bei der Kreuzung *pseudoobscura* ♀ × *ambigua* ♂ und *ambigua* ♀ × *persimilis* ♂ konnten Imagines erzielt werden, die steril waren. In den morphologischen Merkmalen zeigten die Bastarde meist ein intermediäres Verhalten, teilweise mit Vorwiegen der Merkmale der einen oder der anderen Elternart.

3. Durch die Analyse der Speicheldrüsenchromosomen der beiden erfolgreichen Kreuzungen konnte eine Homologisierung der Chromosomen zwischen *Drosophila pseudoobscura*, bzw. *Drosophila persimilis* einerseits und *Drosophila ambigua* andererseits durchgeführt werden. Die Verschiedenheiten in der Struktur der Elemente sind, soweit aus dem Paarungsverhalten geschlossen werden kann, hauptsächlich durch Inversionen und Inversionskomplexe bestimmt. Andere Unterschiede geringeren Umfangs sind nicht näher definierbar. Von besonderem Interesse ist es, daß in diesem Fall ein Vergleich zwischen 2 Arten gezogen werden konnte, bei denen die eine 3 metazentrische Autosomen, die andere dagegen 3 akrozentrische besitzt. Das Paarungsverhalten beweist, daß diese Autosomen einander, abgesehen von den eben erwähnten Strukturunterschieden, im großen und ganzen entsprechen, daß also die Formunterschiede auf intrachromosomalen Umlagerungsprozessen beruhen.

Ich danke Herrn Prof. Dr. FELIX MAINX für die Anregungen zu dieser Arbeit und vielfache Unterstützung. Außerdem bin ich zu besonderem Dank den Herren Prof. A. BUZZATI-TRAVERSO, Prof. TH. DOBZHANSKY und Prof. J. B. S. HALDANE für die Überlassung von Stämmen zur Durchführung dieser Arbeit verpflichtet.

### Literatur.

BUZZATI-TRAVERSO, A.: Interspecific crossings in the *obscura*-subgroup. DIS 25, 102 (1951). — DOBZHANSKY, TH.: Genetics and the origin of species. 3. Aufl. New York 1951. — DOBZHANSKY, TH., u. C. C. TAN: Studies on hybrid sterility. III. A comparison of the gen-arrangement in two species, *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila miranda*. Z. Vererbungslehre 72, 88—114 (1936). — MAINX, F., TH. KOSKE u. E. SMITAL: Untersuchungen über die chromosomale Struktur europäischer Vertreter der *Drosophila obscura*-Gruppe. Z. Vererbungslehre (im Druck). — TAN, C. C.: Cytological maps of the autosomes in *Drosophila pseudoobscura*. Z. Zellforsch. 26, 439—461 (1937).

Dr. THEA KOSKE, Institut für Allgemeine Biologie der Universität Wien.

Aus dem zoologisch-vergleichend anatomischen Institut der Universität Zürich.

VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNG ÜBER DIE  
INVERSIONSHÄUFIGKEIT BEI *DROSOPHILA SUBOBSCURA*  
IN POPULATIONEN DER SCHWEIZ UND SÜDWESTEUROPAS\*.

Von

ELISABETH STUMM-ZOLLINGER.

Mit 10 Textabbildungen.

(Eingegangen am 3. November 1952.)

Inhalt.

	Seite
I. Einleitung . . . . .	382
II. Technik . . . . .	383
III. Beschreibung der Fangplätze . . . . .	385
IV. Beschreibung der Inversionen . . . . .	388
V. Jahreszeitliche Veränderungen der Häufigkeit von Inversionen . . . . .	394
VI. Die geographische Verbreitung der Inversionen . . . . .	396
VII. Das Vorkommen chromosomaler Rassen . . . . .	397
VIII. Der strukturelle Chromosomen-Polymorphismus der Populationen . . . . .	400
IX. Diskussion . . . . .	401
a) Jahreszeitliche Schwankungen der Inversionsfrequenz . . . . .	401
b) Die weite geographische Verbreitung der Inversionen bei <i>D. subobscura</i> . . . . .	401
c) Das Vorkommen chromosomaler Rassen . . . . .	403
d) Der chromosomale strukturelle Polymorphismus der Populationen . . . . .	405
Zusammenfassung . . . . .	406
Literatur . . . . .	407

I. Einleitung.

Inversionen sind chromosomale Strukturmutationen, die in Populationen verschiedener *Drosophila*-Arten auftreten. Bei Arten mit kleinem Verbreitungsgebiet und bei Kulturgängern sind solche Inversionen in der Regel selten. Bei einigen Wildbiotopen erreichen sie hingegen beträchtlich höhere Frequenzen. BRITO DA CUNHA, BURLA und DOBZHANSKY (1950) fanden bei *D. willistoni* 40 verschiedene Inversionen. Durch vergleichende Untersuchungen von Inversionsfrequenzen wurden bei *D. junebris* (DUBININ und TINIAKOV 1946), bei *D. pseudoobscura* (DOBZHANSKY 1943, BRITO DA CUNHA 1951), bei *D. willistoni* (BRITO DA CUNHA und Mitarbeiter 1950) und bei anderen Arten Wechselbeziehungen zwischen Milieu und Inversionshäufigkeit aufgedeckt. Es wurde gezeigt, daß Inversionen zum Teil adaptiven Wert besitzen.

Die vorliegende Arbeit hatte zur Aufgabe, ein Inventar der Inversionen von *D. subobscura* in der Schweiz aufzunehmen und die geographische Verbreitung der Inversionen zu bestimmen. In verschiedenen Populationen sollten auch die Inversionsfrequenzen ermittelt werden, um zu prüfen, ob Beziehungen zwischen Milieu und der Häufigkeit einzelner Inversionen bestehen. Zudem sollten die Untersuchungen Aufschluß geben über den chromosomal Polymorphismus der verschiedenen Populationen.

\* Ausgeführt mit Unterstützung der Georges und Antoine Claraz-Schenkung. Dem Kuratorium danke ich bestens für die gewährte Hilfe.

Unter den paläarktischen *Drosophila*-Arten fällt *D. subobscura* durch großen Inversionsreichtum auf. Die meisten Larven von Wildeltern und aus Laboratoriumsstämmen zeigen Heterozygotie für mindestens eine Inversion (PHILIP, RENDEL, SPURWAY and HALDANE 1944). Deshalb eignet sich *D. subobscura* für eine inversionsstatistische Arbeit besonders gut. Zudem kann *D. subobscura* als diejenige *Drosophila*-Art gelten, die in Europa am weitesten verbreitet ist. Sie tritt noch in Höhen von 2000 m ü. M. auf und bewohnt in allen Gebieten Kultur- und Wildbiotope (BURLA 1950, HADORN, BURLA, GLOOR und ERNST 1952).

Im Laufe dieser Arbeit untersuchte ich 8 verschiedene Populationen aus 4 geographischen Regionen der Schweiz, aus den Alpen, den Voralpen, dem Mittelland und dem Jura. Das Tessin, das auf der Südabdachung der Alpen liegt, wurde nicht berücksichtigt, da es geographisch zum Untersuchungsbereich von Herrn Prof. Dr. A. BUZZATI-TRAVERSO und seinen Mitarbeitern gehört.

Im Sommer 1950 unternahm eine Arbeitsgruppe des Institutes unter Leitung von Herrn Prof. Dr. E. HADORN eine Studienreise nach Südwesteuropa. Auf dieser Reise wurde in Frankreich, Spanien und Portugal *D. subobscura* gefangen und mir zur Untersuchung zugeschickt. Die diesbezüglichen Ergebnisse werden in der vorliegenden Arbeit ebenfalls besprochen.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. HADORN, möchte ich für die zahlreichen Ratschläge, sowie für das Interesse, mit dem er meine Arbeit stets verfolgte, herzlich danken. Auch Herrn Dr. H. BURLA danke ich für seine Hilfe, besonders für seine Einführung in die Systematik der *D. obscura*-Gruppe. Zahlreiche Ratschläge verdanke ich Herrn Prof. Dr. F. MAINX, Wien, wofür ich ihm an dieser Stelle ebenfalls bestens danken möchte. In einem späteren Zeitpunkt der Untersuchungen hatte ich Gelegenheit, den Stand der Arbeit mit Herrn Prof. Dr. A. BUZZATI-TRAVERSO, Pavia, zu besprechen.

## II. Technik.

In meiner Arbeit war ich bestrebt, zur Beurteilung der Chromosomenstruktur einer Population 100 diploide Chromosomensätze kennenzulernen. Dazu mußten an jeder Station 100 *D. subobscura*-Weibchen gefangen werden. In mehr als der Hälfte der Fälle wurde jedoch diese Zahl infolge des schlechten Fang- oder Zuchterfolges nicht erreicht.

Als Fanggeräte dienten zwei bis fünf 5 Liter-Kessel, nachdem kleinere Köderfläschchen sich als weniger wirksam erwiesen hatten (BURLA 1950). Der Köder bestand aus etwa 1 kg geriebenen Äpfeln, 20 g Bäckerhefe, 20 g Zucker und 3 dl Bier oder Most. Nach HADORN und Mitarbeiter (1952) spricht *D. subobscura* sehr gut auf Apfelköder an. Die Ködermasse wurde einige Stunden bis 1 Tag lang der Gärung überlassen und darauf in den Kesseln an den Fangplatz gebracht.

Die Untersuchungen von BURLA hatten gezeigt, daß in den verschiedenen Biotopen die *Drosophila*-Arten verschieden häufig sind. In freistehenden Gehölzen dominiert *D. subobscura*. Da es oft schwierig war, durch die hochstehenden Mähwiesen zu den freistehenden Gehölzen zu gelangen, wurde im allgemeinen am Waldrand gefangen. Im Waldrandbiotop streiten sich *D. obscuroides* und *D. subobscura* um die Vorherrschaft. Die Flugaktivität scheint im Herbst während des ganzen Tages gleichmäßig zu sein, im Sommer dagegen finden sich morgens

und abends mehr Fliegen in den Fangkesseln ein als tagsüber. Zu dieser Erscheinung liegen in der Arbeit von HADORN und Mitarbeiter (1942) genaue Daten vor. Danach zeigt *D. subobscura* eine ausgesprochene Tagesperidiozität mit einem Morgenmaximum von 8—9 Uhr und einem Abendmaximum von 18—19 Uhr. Während der Mittagszeit sinken die Fangzahlen stark ab. Ich machte die Erfahrung, daß in den Morgenfängen und in den späten Abendfängen die Männchen in der Überzahl sind, daß dagegen in den frühen Abendfängen die Weibchen überwiegen. Diese tageszeitlichen Veränderungen des Geschlechtsverhältnisses haben ebenfalls HADORN und Mitarbeiter untersucht. Sie fanden, daß bei *D. subobscura* das Geschlechtsverhältnis sich mit zunehmender Helligkeit und steigender Temperatur zugunsten der Weibchen verschiebt.

Die Bestimmung der gefangenen Tiere erfolgte nach dem Bestimmungsschlüssel von BURLA (1950). Die Unterscheidung von *D. ambigua* und *D. subobscura* nach der Beborstung des Flügelrandes erwies sich als sehr gut. Fehlbestimmungen kamen praktisch keine vor. Zudem wurden die Speicheldrüsenchromosomen von *D. ambigua* und *D. obscuroides* mit denjenigen von *D. subobscura* verglichen; es zeigten sich klar feststellbare Unterschiede. Das Chromozentrum, das bei *D. subobscura* fehlt (EMMENS 1937), bei *D. obscuroides* und *D. ambigua* aber in jedem Kern deutlich sichtbar ist, erwies sich als leichtestes Unterscheidungsmerkmal.

Sofort nach dem Fang wurden die Tiere bestimmt und so bald wie möglich die *D. subobscura*-Weibchen in Einzelzuchten angesetzt. Die eingefangenen Wildweibchen sind meistens schon befruchtet. Wenn sie unbefruchtet sind, können sie mit einem Männchen des gleichen Fanges ausgekreuzt werden. Diese Kreuzungen im Laboratorium hatten wenig Erfolg, so daß im Laufe der Versuche diese Methode fallen gelassen wurde. Als Zuchtbläser dienten Glastuben (8 cm lang, 3 cm Durchmesser); als Futterboden wurde Mais-Agar-Standardfutter verwendet unter Zusatz von geriebenen Äpfeln. Dieser Apfelzusatz ist für die Entwicklung der Larven nicht notwendig, scheint aber die Eiablage zu stimulieren. Ebenfalls günstig für die Eiablage ist eine anfängliche Zuchttemperatur von 24° C. Am 4. Tag nach dem Ansetzen wurden die Zuchten in 18° C gebracht und zugleich eine neue Bäckerhefeaufschwemmung zugegeben. Auf diese Weise erhielt ich große Larven mit günstigen Speicheldrüsenchromosomen.

Eine Woche nach dem Ansetzen sind die ersten Larven verpuppungsreif. Sie wurden in physiologischer NaCl-Lösung seziert und ihre Speicheldrüsen in 1 Tropfen Orcein-Essigsäurelösung gebracht (4% Orcein, 60% Essigsäure). Unter dem Binokular wurde kontrolliert, wie lange die Speicheldrüsen gefärbt werden mußten. Wenn die Kerne sich deutlich dunkel von der übrigen Zelle abhoben, wurde ein Deckglas darauf gegeben und mit einer Nadel unter dem Binokular gequetscht, bis sich die Chromosomen mehr oder weniger ausbreiteten. Mit Fließpapier wurde die überflüssige Farbe abgesogen und das Präparat mit einem Paraffin-Lanolingemisch umrandet. Dauerpräparate wurden keine gemacht. Die Präparate wurden bei 1000facher Vergrößerung durchgesehen. Alle in einem Kern gefundenen heterozygoten Inversionen wurden protokolliert. Neue Inversionen wurden mit Hilfe eines Zeichenapparates (Okular 18, Objektiv 100 Apertur 1,3) gezeichnet und benannt. Die Speicheldrüsenchromosomen je einer Larve pro Zucht wurden auf diese Weise untersucht. Dadurch lernt man die Struk-

tur von 2 haploiden Chromosomensätzen der Wildpopulation kennen, einem väterlichen und einem mütterlichen.

### III. Beschreibung der Fangplätze.

Die Biologie von *D. subobscura* ist noch sehr wenig bekannt. BUZZATI-TRAVESO (DIS 1948) fand Larven von *D. subobscura* in Früchten von *Cornus* spec. Doch darf nicht angenommen werden, daß *Cornus* das einzige Entwicklungssubstrat der Larven dieser Art ist.

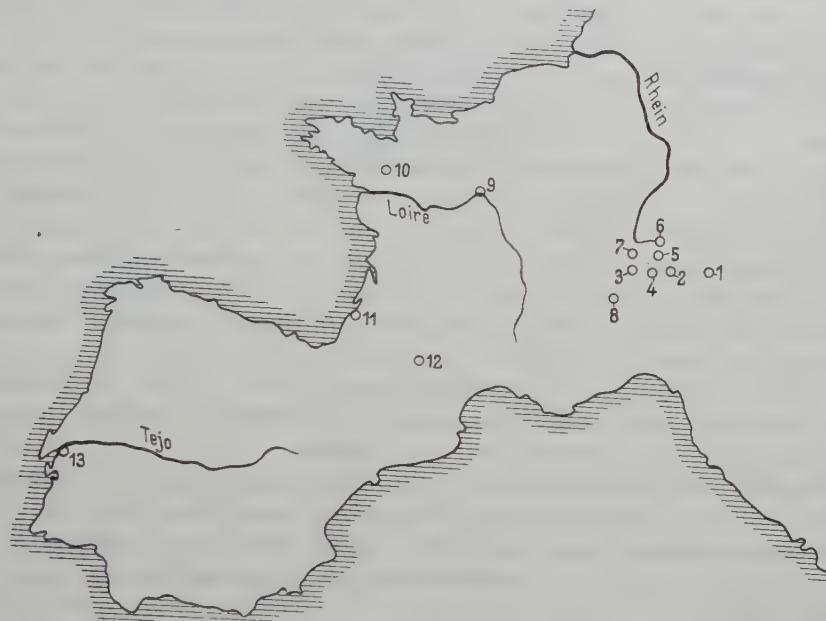


Abb. 1. Karte von Westeuropa mit den 13 Fangplätzen. Die Zahlen entsprechen der Numerierung der Fangplätze in Tabelle 1.

Bei diesem Stand der Kenntnisse ist es kaum möglich, die ökologischen Verhältnisse eines Biotops zu bewerten. Die Wahl der Fangplätze erfolgte deshalb nach ganz allgemeinen Gesichtspunkten, doch in der Erwartung, daß sie der Art verschiedene Bedingungen bieten im Futterangebot für die Larven und Adultfliegen, in der Konkurrenz durch andere Arten, in den Klimabedingungen usw. Es wurden 1 alpine (Fetan) und 3 voralpine Populationen (Braunwald, Thun und Vitznau) untersucht. Zwei der 8 untersuchten schweizerischen Populationen stammen aus dem Mittelland (Küschnacht und Eglisau), 1 aus dem Jura (Oberdorf) und 1 aus dem Rhonetal (Bex). Außerdem liegen die Daten von 4 französischen Populationen (Châteauneuf, Tellay, Biaz und Garonne) und von 1 portugiesischen Population (Lissabon) vor. Die Fangplätze sind in Abb. 1 eingetragen und werden nachfolgend kurz charakterisiert.

**1. Fetan.** Der einzige Fangplatz im Alpengebiet, Fetan, liegt 1700 m über Meer, am Nordhang des Unterengadins. Er liegt als einziger im Lärchen-Arvengürtel (*Larix europaea*, *Pinus cembra*), nahe der Waldgrenze und somit nahe der ökologischen Grenze des Verbreitungsgebietes der meisten *Drosophila*-Arten

(BURLA 1950). Die D.-Population von Fetan ist durch die Nordengadiner-Alpen von den übrigen schweizerischen Populationen getrennt.

*Vegetation.* Lärchenwald (*Larix europaea*) und offene Alpenwiesen. Obstkulturen fehlen ganz. Der Waldrand ist wenig bewachsen, häufig sind Sträucher von *Berberis vulgaris*.

*Klima.* Typisch alpin mit niedrigen Temperaturen und kurzer Vegetationsperiode. Sehr kleine Niederschlagsmenge (Tabelle 1, S. 388). Fetan ist die niederschlagsärmste der untersuchten schweizerischen Stationen.

Die *voralpine* Zone, die vom Hochalpengebiet zum Mittelland überleitet, ist charakterisiert durch Höhen bis zu 2000 m, durch tief eingeschnittene Täler und durch Seengebiete mit hohen Jahrestemperaturen und relativ geringen jährlichen Wärmeschwankungen. Die erste Voralpenstation, Braunwald, ist am höchsten gelegen und sollte den Anschluß an die alpine Station geben. Die Vegetation und das Klima der 2 Fangplätze Thun und Vitznau hingegen werden weitgehend bestimmt durch ihre Lage am See und, besonders in Vitznau, durch die Einwirkung des warmen Föhnes.

**2. Braunwald**, am Südosthang des Linthales, liegt 1300 m über Meer. Es liegt im Fichten-Ahorngürtel (*Picea excelsa*, *Acer spec.*), wenig oberhalb des Buchen-Tannengürtels (*Fagus silvatica*, *Abies alba*), der sich bis weit ins Tal hinauf erstreckt.

*Vegetation.* Scheint für *Drosophila* allgemein günstig zu sein. Es wurden in den Fängen 14 verschiedene Arten gefunden. Obstkulturen fehlen auch hier. Heidelbeersträucher (*Vaccinium spec.*) sind häufig.

*Klima.* Außerordentlich feucht. Braunwald ist die regenreichste der 13 untersuchten Stationen. Temperatur nur wenig höher als in Fetan.

**3. Thun** liegt kaum höher als die Mittellandstationen, 560 m über Meer. Der Fangplatz befindet sich etwa 300 m vom Thunersee entfernt an einem südexponierten Hang.

*Vegetation.* Eichen-Linden-Ahorn-Laubmischwald (*Quercus spec.*, *Tilia cordata*, *Acer spec.*). In der Nähe Obstwiesen.

*Klima.* Die Vegetationsperiode dauert 1 Monat länger als in Braunwald und 2 Monate länger als in Fetan. Die Temperaturen entsprechen denjenigen der Stationen im Mittelland, im Jura, in Mittel- und Westfrankreich.

**4. Vitznau**, 400 m über Meer, am Vierwaldstättersee.

*Vegetation.* Buchenwald (*Fagus silvatica*), Obstwiesen, Brombeer (*Rubus spec.*), Hornstrauch (*Cornus sanguinea*).

*Klima.* Außerordentlich ausgeglichen mild und feucht.

Das *Mittelland*, das Hügel- und Flachland zwischen Alpenkette und Jura, ist zum größten Teil kultiviert und dicht besiedelt. Die eine Mittellandstation, Küsnacht, liegt am Zürichsee, die andere, Eglisau, liegt am Rhein. Beide befinden sich im gleichen Vegetationsgebiet, im Buchen-Tannengürtel (*Fagus silvatica*, *Abies alba*).

**5. Küsnacht** liegt am Nordstofer des Zürichsee, 430 m über Meer.

*Vegetation.* Buchenwald mit Laubmischwaldfragmenten. Magerer und ausgesauerter Waldboden. Der Waldrand, an dem gefangen wurde, ist südexponiert und stark bewachsen. Brombeer (*Rubus spec.*), Himbeer (*Rubus idaeus*),

Hornstrauch (*Cornus sanguinea*) sowie Holunder (*Sambucus nigra*) sind vorhanden. Obstbäume befinden sich in der Nähe.

**6. Eglisau** liegt am linken Ufer des Rheins, 390 m über Meer.

*Vegetation.* Die außerordentlich feuchte Uferböschung ist mit Roßkastanien (*Aesculus hippocastanum*) bewachsen. Infolge des Lichtmangels fehlt der Unterwuchs fast ganz. Um beim Herbstfang genügend *D. subobscura* zu erhalten, mußte der Fangplatz an einen Laubmischwaldrand, 300 m rheinabwärts, verlegt werden. Dem Waldrand entlang lagen in Abständen von etwa 2 m kleine Tresterhaufen, die zum Teil auch als Köder verwendet wurden.

Der *Jura* erstreckt sich längs der gesamten Nordwestgrenze der Schweiz. Auf seinen Osthängen dehnen sich in höheren Lagen große Buchenwälder (*Fagus sylvatica*) aus mit Weißtannen (*Abies alba*), Fichten (*Picea excelsa*), Eichen (*Quercus species diversae*) und Föhren (*Pinus silvestris*).

**7. Oberdorf** liegt nordöstlich von Solothurn, am Fuße des Buchenwaldes, 660 m über Meer.

*Vegetation.* Buchenwald mit wenig Eichen. Der Unterwuchs ist wenig dicht. Erdbeeren (*Fragaria vesca*), Brombeeren (*Rubus spec.*), Hornstrauch (*Cornus sanguinea*) usw.

Das *Rhonetal* liegt zwischen den Berner- und Walliser Alpen und bildet eine fruchtbare Talsole, die zum Genfersee führt. In seinem mittleren Teil ist es sehr trocken.

**8. Bex** liegt im unteren Wallis, 650 m über Meer, in der Randzone des trockenen Gebietes.

*Vegetation.* Dem milden Klima entsprechend sehr reichhaltig. Es wurde in einem Buchenwald (*Fagus sylvatica*) gefangen.

Die Beschreibung der Fangplätze in *Frankreich* und *Portugal* entnehme ich der Arbeit von **HADORN** und Mitarbeiter (1952).

**9. Châteauneuf sur Loire**, Hof Chenaille, 20 km östlich von Orléans, 100 m über Meer.

*Vegetation.* Mischwald mit Lichtung. Eichen (*Quercus*), Kastanien (*Castanea*), Föhre (*Pinus*), Birke (*Betula*), Pappel (*Populus*), Weide (*Salix*), Hagebutte (*Rosa*), Hasel (*Corylus*), Holunder (*Sambucus*) und Brombeere (*Rubus*).

**10. Tellay.** Wald von Tellay, Bretagne, 35 km südlich Rennes, 100 m über Meer.

*Vegetation.* Laubmischwald mit einigen Föhren (*Pinus*) und Tannen (*Abies*) und reicher Heckengebäck.

**11. Biaz**, Landes, 6 km südlich Mimizan, 5 km hinter der Küste. Die Landes gehören zu den uniformsten Vegetationsgebieten Europas. Ein Streifen von annähernd 250 km Länge und 50 km Breite trägt einen einheitlichen Bestand von *Pinus maritima*.

*Vegetation.* *Pinus maritima* mit Unterwuchs von *Ericaceae* und Ginster (*Genista*). Lichtung: einige Eichen (*Quercus*), Platanen (*Platanus*) und Brombeerhecken (*Rubus*). *D. subobscura* erscheint als einzige Art, die fähig ist, unter den gegebenen Bedingungen größere Populationen zu bilden.

**12. Garonne.** An der Garonne, 30 km südlich Toulouse, 150 m über Meer.

*Vegetation.* Flußufer mit Auenwaldvegetation von Pappeln und Erlen (*Populus* und *Alnus*). Steilufer von dichtem Laubmischwald besetzt, angrenzend Äcker.

**13. Lissabon.** Körkeichenwald am linken Tejoufer, 11 km nordöstlich Lissabon.

*Vegetation.* Reiner Körkeichenbestand (*Quercus suber*); steppenartiger Sandboden mit verdornten Gräsern und Disteln (*Carduus*). In etwa 800 m Entfernung einige Steineichen (*Quercus ilex*). Der extrem uniforme und trockene Standort lieferte neben den häufigen *D. subobscura* noch recht viele *D. ambigua*.

#### IV. Beschreibung der Inversionen.

*D. subobscura* hat 6 akrozentrische Chromosomenpaare: 1 stabförmiges Geschlechtschromosomenpaar, 4 stabförmige Autosomenpaare und 1 punktförmiges Autosomenpaar. Im Speicheldrüsenkern fehlt im Gegensatz zu den übrigen bisher

Tabelle 1. Übersicht über die klimatischen Verhältnisse der Fangplätze.

Die Vegetationsperiode wird definiert als Zeitspanne, während der die mittlere Tagestemperatur mehr als 5° C beträgt (GENSLER 1946).

	Fangplatz	Höhe in m über Meer	Jährliche Niederschläge mm	Mittlere Temperaturen ° C			Vege- tations- periode Tage
				Januar	Juli	jährlich	
1.	Fetan . . . . .	1750	707	—5,5	14,7	4,9	172
2.	Braunwald . . . . .	1280	1870	—2,8	14	5,9	191
3.	Thun. . . . .	560	92	—2,2	18	8,1	223
4.	Vitznau . . . . .	430	1647	—0,1	17,9	8,9	235
5.	Küsnaht. . . . .	400	1138	—1,4	18	8,5	228
6.	Eglisau. . . . .	400	970	—1,1	18	8,2	228
7.	Oberdorf. . . . .	650	1270	—0,8	17,9	8,5	228
8.	Bex . . . . .	400	1115	—0,8	18,5	8,9	241
9.	Châteauneuf . . . . .	100	500—750	0—6	18—20	—	
10.	Tellay . . . . .	100	750	0—6	18—20	—	
11.	Biaz . . . . .	000	800—1000	6—10	18—20	—	
12.	Garonne . . . . .	150	600—800	0—6	22—30	—	
13.	Lissabon . . . . .	—	500—600	10	22—30	—	

untersuchten *D.*-Arten das Chromozentrum (EMMENS 1937); doch zeigen die Chromosomen eine gewisse Tendenz zur Adhäsion in der Region der proximalen Enden. Die Speicheldrüsenkerne männlicher und weiblicher Larven unterscheiden sich durch die Färbbarkeit und Dicke des Geschlechtschromosoms, indem dieses in der männlichen Larve deutlich dünner und weniger stark gefärbt ist als in der weiblichen Larve einerseits und als die übrigen Chromosomenpaare anderseits.

Eine erste Chromosomenkarte von *D. subobscura* wurde von FRIZZI (1950) publiziert. Sie wurde auf Grund eines Inzuchtstammes gezeichnet, dessen Chromosomenstruktur weitgehend homozygot war. Diese Karte leistete mir wertvolle Hilfe beim Kennenlernen der Chromosomen und ihrer einzelnen Abschnitte. Da dieser Stamm einging, wurde ein neuer Standardstamm gewählt (ZOLLINGER 1950) und danach eine neue und verbesserte Chromosomenkarte gezeichnet (MAINX 1953). Die Lokalisation der Inversionen bezieht sich auf diese neue Karte. Die Chromosomen sind in 100 Zonen unterteilt, die fortlaufend nummeriert wurden. Das X-Chromosom umfaßt die Zonen 1—16, das 2. Chromosom die Zonen 17—36, das 3. Chromosom die Zonen 37—53, das 4. Chromosom die Zonen 54—74, das 5. Chromosom die Zonen 75—99. Das punktförmige Chromosom bildet die Zone 100.

Mit der von mir angewandten und auf S. 383 und 384 beschriebenen Technik werden chromosomale Strukturmutationen nur registriert, wenn sie heterozygot auftreten. Wenn nun in Populationen solche Strukturmutationen nur homozygot auftreten, werden sie uns verborgen bleiben. Um sie aufzudecken, kreuzte ich ein Weibchen jeder Population mit einem Männchen des Standardstammes. Eine von der Standardanordnung verschiedene Genanordnung wird in der  $F_1$  heterozygot und ist im Speichelrüsenschromosomenbild sichtbar. Das Ergebnis war negativ. Es traten keine Chromosomenmutationen auf, die nicht schon bei der Untersuchung der Wildpopulationen heterozygot aufgetreten und deshalb bekannt waren.

Die Variationen in der Genanordnung der untersuchten Wildpopulationen bestehen alle in der *Inversion* von Chromosomenstücken. Ich fand im ganzen 23 Inversionen, nämlich im X-Chromosom 2 Inversionen, im 2. Chromosom 1 Inversion, im 3. Chromosom 4 Inversionen, im 4. Chromosom 5 Inversionen und im 5. Chromosom 11 Inversionen. Das 6. punktförmige Chromosom kann vernachlässigt werden.

Die Zahl der bei *D. subobscura* gefundenen Inversionen ist hoch, verglichen mit *D. persimilis* (DOBZHANSKY 1944) und *D. robusta* (CARSON und STALKER 1947), wenn auch viel tiefer als bei *D. willistoni*, wo 40 Inversionen bekannt sind (BRITO DA CUNHA und Mitarbeiter 1950).

Da in Pavia unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. A. BUZZATI-TRAVERSO und in Wien unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. F. MAINX ebenfalls Populationen von *D. subobscura* auf chromosomale Variationen untersucht werden, war es nötig, die Inversionen zur eindeutigen Charakterisierung zu benennen, um so eine bessere Verständigung unter den 3 Arbeitsgruppen zu ermöglichen. Zusammen mit Herrn Prof. Dr. A. BUZZATI-TRAVERSO wurden die Inversionen mit Eigennamen benannt, wobei die Namen aller Inversionen, die auf demselben Chromosom liegen, mit dem gleichen Vokal beginnen müssen. Die Chromosomen wurden ebenfalls mit dem entsprechenden Vokal gekennzeichnet. Herr Prof. Dr. F. MAINX zog es vor, die Inversionen zu numerieren. Die entsprechenden Nummern sind in meiner Arbeit in Klammern hinter den Inversionsnamen angegeben.

#### *Inversionen des X-Chromosoms.*

*Attila* ( $A_1$ ). Kleine proximale Inversion von Zone 2B bis Zone 7D. Sie enthält eine kleine heterochromatische Anschwellung, die in den Präparaten ziemlich konstant in Erscheinung tritt (Abb. 2a).

*Aldo* ( $A_2$ ). Submediale Inversion. Unabhängig von Inversion *Attila*. Beginnt in Zone 8D und endet in Zone 12C (Abb. 2b).

Beide Inversionen sind häufig und wurden in allen untersuchten Populationen gefunden.

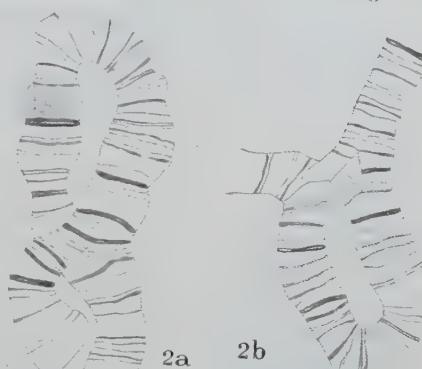


Abb. 2a u. b. Inversionen des X-Chromosoms. Zeichnungen nach Orcein-Quetschpräparaten. *Attila* a; b *Aldo* (Vergrößerung 1128mal).

*Inversion des 2. Chromosoms.*

Das 2. ist das kürzeste der stabförmigen Chromosomen und enthielt in den untersuchten Populationen nur 1 Inversion.



Abb. 3. Inversion des 2. Chromosoms. Zeichnung nach einem Orcein-Quetschpräparat. *Ingrid* (Vergrößerung 1128 mal).

dieser (40E—45C). Sie tritt (Abb. 4b und 4a).

*Ingrid* (I<sub>1</sub>). Kurze Inversion von Zone 22A bis Zone 25A, mit dem Balbianiring, einem regelmäßig und gut sichtbaren heterochromatischen Chromosomenabschnitt. Sie ist die häufigste der 23 Inversionen (Abb. 3).

*Inversionen des 3. Chromosoms.*

*Urs* (U<sub>1</sub>). Beginnt in Zone 40A und endet in Zone 45C (Abb. 4a).

*Ursula* (U<sub>4</sub>). Beginnt ungefähr 10 Bänder nach Inversion *Urs* und endet zusammen mit allein auf oder mit Inversion *Urs* kombiniert

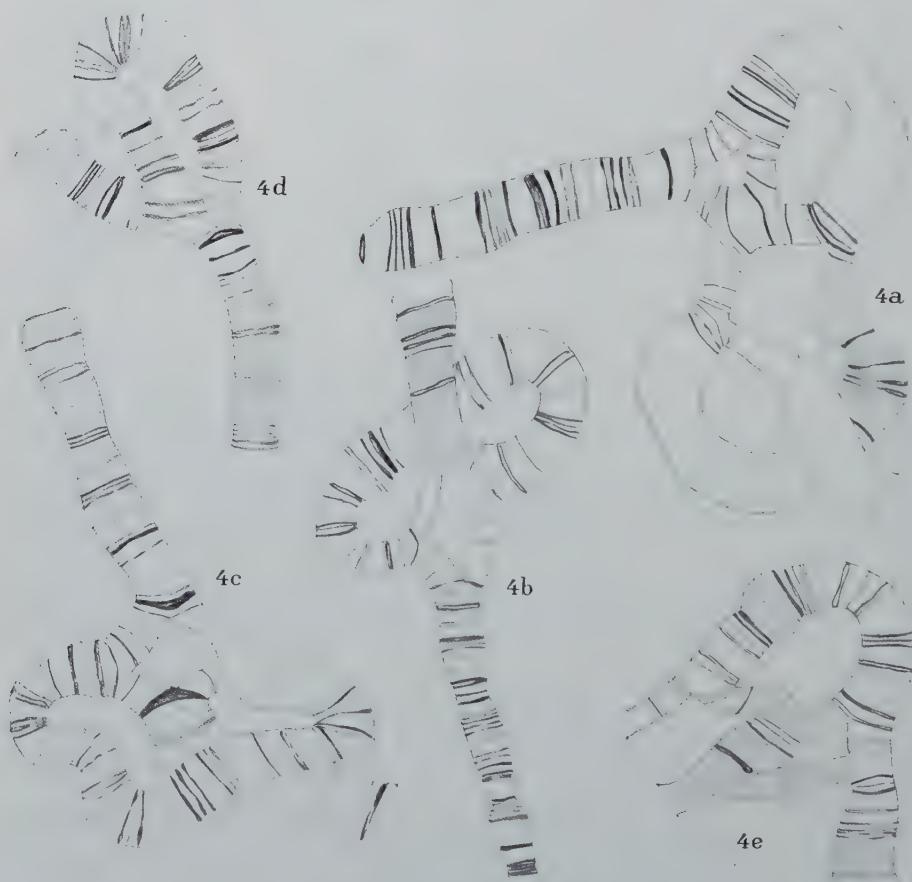


Abb. 4a—e. Inversionen des 3. Chromosoms. Zeichnungen nach Orcein-Quetschpräparaten. a *Urs*, *Ursula* und *Umberto*; b *Ursula*; c *Umberto*; d *Undine*; e *Umberto* und *Undine* (Vergrößerung 1128 mal).

*Umberto* ( $U_2$ ). Beginnt in Zone 45D und endet in Zone 51B. Die Zone 51 fällt in den Präparaten dadurch auf, daß sie sehr wenig dunkle Bänder enthält (Abb. 4c). Tritt sehr häufig zusammen mit Inversion *Urs* auf (Abb. 4a).

*Undine*. Ist kleiner als Inversion *Umberto*. Erstreckt sich über die Zonen 46A—50B und 51B—52B, greift also mit wenigen Bändern über Inversion *Umberto*. Sie tritt sowohl allein, als auch mit Inversion *Umberto* zusammen auf (Abb. 4d).

Die Inversionen *Urs*, *Ursula* und *Umberto* sind häufig und traten in allen untersuchten Populationen auf. Inversion *Undine* ist selten.

#### *Inversionen des 4. Chromosoms.*

*Ernst* ( $E_9$ ). Eine große Inversion von Zone 58D bis Zone 68C. Sie endet vor einer charakteristischen Gruppe von Bändern, bestehend aus 2 deutlichen dunklen Bändern und einem feinen Band. Sie enthält meistens 2 kleine ungepaarte Chromosomenstücke, die aus der Kombination von Inversion *Edda* und *Eleonore* entstehen (Abb. 5a).



Abb. 5a—f. Inversionen des 4. Chromosoms. Zeichnungen nach Orcein-Quetschpräparaten. a *Ernst*, *Edda* und *Eleonore*; b *Eva*; c *Emanuel*; d *Emanuel*, *Edda* und *Eleonore*; e *Ernst*, *Eva*, *Edda* und *Eleonore*; f *Ernst* und *Emanuel* (Vergrößerung 1128 mal).

*Eva*. Kleine Inversion in der Mitte des Chromosoms. Sie ist in den beiden Inversionen *Ernst* und *Emanuel* eingeschlossen, beginnt in Zone 60 und endet in Zone 67. Sie wurde mit allen Inversionen des 3. Chromosoms kombiniert angetroffen. Ist sie mit den Inversionen *Edda* und *Eleonore* kombiniert, so liegt die distale kleine Schlinge innerhalb der Inversion, die proximale außerhalb (Abb. 5b).

*Emanuel* ( $E_8$ ). Ist kürzer als Inversion *Ernst*, beginnt in Zone 61A und endet an der gleichen Stelle wie Inversion *Ernst*. Im Unterschied zu dieser schließt sie die proximale kleine Schlinge nicht ein, wenn sie mit den Inversionen *Edda* und *Eleonore* zusammen auftritt (Abb. 5c).

*Edda* und *Eleonore* ( $E_{+2}$ ). Treten nie einzeln auf. Miteinander kombiniert bilden sie eine Doppelschlinge, wobei aber in der einen Schlinge, die sehr kurz ist, die beiden homologen Chromosomen häufig nicht gepaart sind (Abb. 5d). *Edda* erstreckt sich von Zone 58D—64D, *Eleonore* von 58D—62D. Sie sind entweder gleichzeitig entstanden oder die Genanordnung mit der zuerst erfolgten Inversion ging in den untersuchten Populationen verloren. Die beiden Inversionen *Edda* und *Eleonore* sind in allen untersuchten Populationen die häufigsten Inversionen des 4. Chromosoms.

#### *Inversionen des 5. Chromosoms.*

Im 5. und längsten Chromosom wurden am meisten Inversionen gefunden. Von den 11 Inversionen sind aber nur 3 häufig und nur 4 traten in allen Populationen auf.

*Ottolie* und *Orson*. Die beiden übergreifenden, kleinen, distalen Inversionen traten immer zusammen auf. Sie wurden noch nicht einzeln lokalisiert. Die Kombination der beiden Inversionen ergibt im Speichelrüsenchromosomenbild 2 ungefähr gleich große Schlingen von Zone 91B—98D (Abb. 6a). Das sehr kurze Chromosomenstück, das, da die Inversionen übergreifend sind, die 3. Paarungsstelle bildet, ist häufig nicht gepaart. Die beiden Inversionen sind häufig.

*Olga*. Große distale Inversion, die ungefähr mit Inversion *Orson* beginnt und mit Inversion *Ottolie* endet (91A—98D). Sie kommt allein vor, ist aber häufig kombiniert mit den Inversionen *Orson* und *Ottolie*, wobei eine Chromosomenkonfiguration entsteht, wie sie Abb. 6c zeigt. Der kürzeste der 3 homologen Chromosomenabschnitte ist häufig nicht gepaart (Abb. 6b). Inversion *Olga* wurde in allen untersuchten Populationen gefunden und ist ziemlich häufig.

*Orest*. Beginnt in Zone 67 und endet in Zone 70. In der Mitte der Inversion sind 2 sehr dunkel gefärbte Bänder charakteristisch. Sie greift über die Inversionen *Othmar*, *Oskar*, *Othello*, *Ossian* und *Ottokar*, trat aber, da sie selten ist, nie mit einer dieser Inversionen zusammen auf.

*Othmar*. Große Inversion in der Mitte des Chromosoms. Sie beginnt in Zone 68 und endet in Zone 75.

*Oskar* ( $O_7$ ). Große Inversion in der proximalen Hälfte des Chromosoms (Abb. 6c). Sie ist in Frankreich und Portugal viel häufiger als in der Schweiz. Zone 77D bis Zone 85C.

*Ortega*. Kleine submediale Inversion. Beginnt in Zone 87A und endet in Zone 90C. Sie ist sehr selten, trat nur in Eglisau und Tellay auf (Abb. 6a).

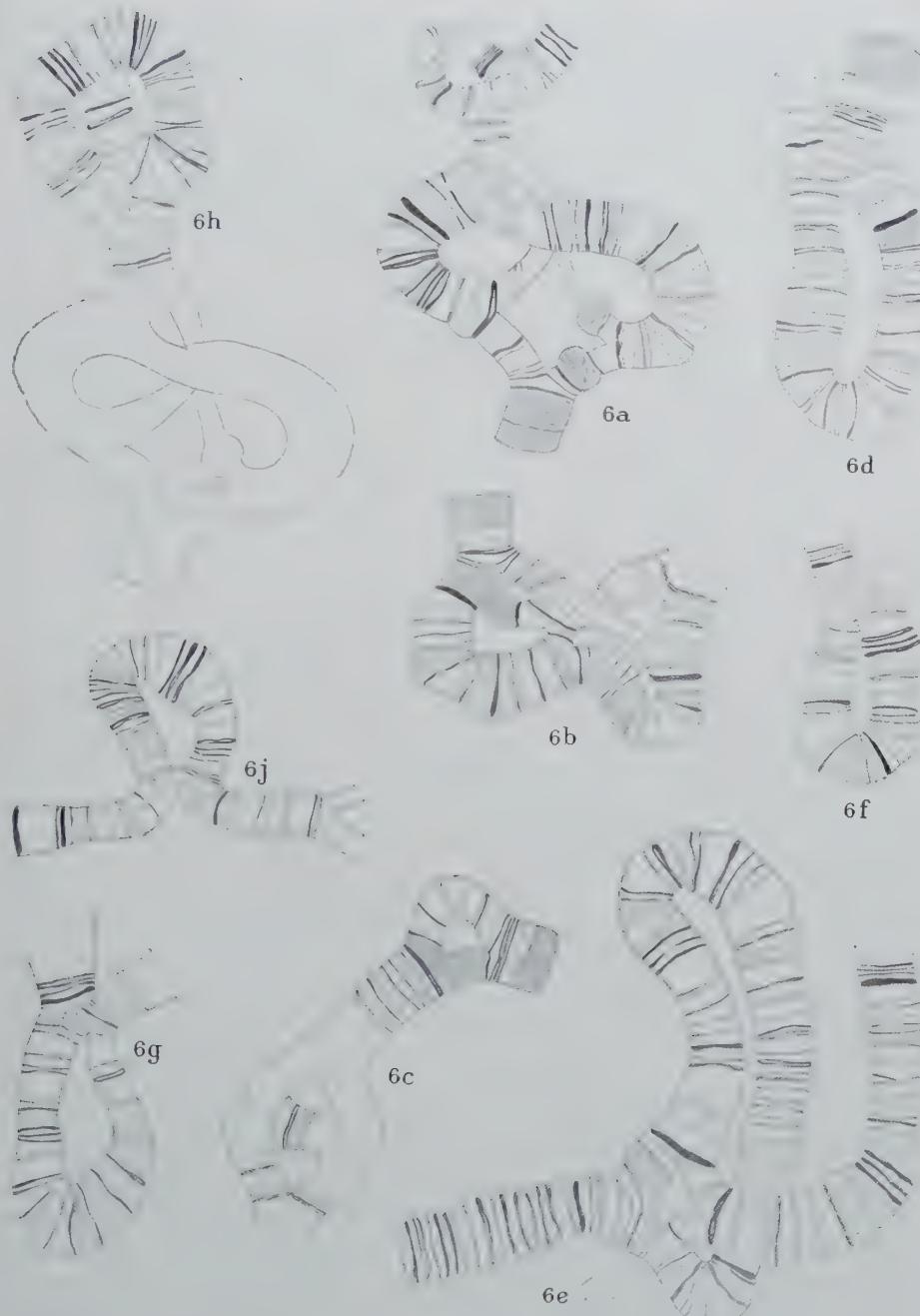


Abb. 6a—j. Inversionen des 5. Chromosoms. Zeichnungen nach Orcein-Quetschpräparaten. a Orson, Ottolie und Ortega; b Orson, Ottolie und Olga; c Orson, Ottolie und Olga; d Olga; e Oskar; f Othello; g Oswald; h Ossian; j Ottokar (Vergrößerung 1128mal).

*Othello*. Kleine submediale Inversion. Sie beginnt in Zone 84A und endet ungefähr beim Beginn der Inversion *Ortega* 86E. Sie trat nur in Eglisau und Lissabon auf (Abb. 6f).

*Oswald*. Kleine Inversion, die sich nur schwer von Inversion *Othello* unterscheiden läßt. Beide Bruchstellen liegen wenige Bänder außerhalb derjenigen von Inversion *Othello*. Sie beginnt in Zone 83B und endet in Zone 87B. Inversion *Oswald* wurde nur 1mal in Küschnacht gesehen (Abb. 6g).

*Ossian* ( $O_6$ ). Mittelgroße mediale Inversion von Zone 85C bis Zone 90D. In der Mitte der Inversion befindet sich eine charakteristische Gruppe von 4 Bändern. Inversion *Ossian* trat ebenfalls nur 1mal, in Eglisau, auf (Abb. 6h).

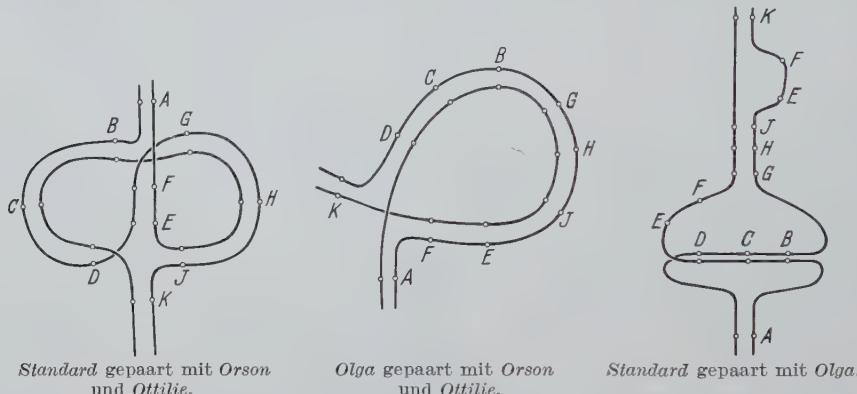


Abb. 7. Schema zum Verständnis der Abb. 6a, d und c.

Genanordnung *Standard*: A B C D E F G H J K;

Hypothetische Genanordnung, die den Übergang zu *Orson* und *Ottilie* bildet: A F E D C B G H J K;

Genanordnung *Orson* und *Ottilie*: A F E J H G B C D K; Genanordnung *Olga*: A D C B G H J E F K.

*Ottokar* ( $O_2$ ). Kurze Inversion, die ungefähr mit der Inversion *Ossian* in Zone 85C beginnt, aber kürzer als diese ist und schon in Zone 89C endet. Sie trat in allen untersuchten Populationen auf, häufig zusammen mit den Inversionen *Orson* und *Ottilie* (Abb. 6i).

## V. Jahreszeitliche Veränderungen der Häufigkeit von Inversionen.

Die Wechselbeziehungen zwischen Umwelt und Genotypus sind schon lange bekannt. So konnte TIMOFÉEFF-RESSOVSKY (1935) bei *D. funebris* Temperaturrassen feststellen. DUBININ und TINIakov (1946) beobachteten, ebenfalls an *D. funebris*, eine Beziehung zwischen Inversionsfrequenz und Biotop. Doch wurde die bei *D. pseudoobscura* festgestellte mikrogeographische Differentiation von DOBZHANSKY und QUEAL (1938), KOLLER (1939) und DOBZHANSKY (1939) noch der genetischen Oszillation in mittleren und kleinen Populationen zugeschrieben. Erst die Populationskastenversuche von WRIGHT und DOBZHANSKY (1946) haben gezeigt, daß die Träger verschiedener Chromosomenstrukturen unter den gleichen Bedingungen verschiedene selektive Werte besitzen. Diese Tatsache stellt auch sicher, daß die jahreszeitlichen Veränderungen der Chromosomenstruktur einer Population eine Folge des Selektionsdruckes sind, daß sie also in Anpassung an die jahreszeitlich bedingten, ökologischen Veränderungen des Biotops entstehen. Diese Anpassung erfolgt nicht durch das Individuum selbst, sondern durch die Zahl seiner Nachkommen. Es werden in jeder Jahreszeit die Tiere am meisten Nachkommen haben, deren Chromosomenstruktur den größten selektiven Wert

hat. Deshalb kann eine jahreszeitliche Variabilität nur erwartet werden bei Arten mit kurzer Lebensdauer und schneller Generationenfolge (DOBZHANSKY 1944). Eine solche saisonbedingte Variation wurde zum erstenmal beobachtet an *Adalia bipunctata* von TIMOFÉEFF-RESOVSKY (1940).

Die Anpassung einer Population an wechselnde Bedingungen ist möglich durch den Polymorphismus ihrer Chromosomenstruktur. Dieser wird erhalten durch den Heterosiseffekt, indem die überlegene Vitalität der strukturell heterozygoten Tiere bewirkt, daß eine Inversion unter ungünstigen Bedingungen durch die Selektion nicht aus der Population ausgemerzt wird, sondern erhalten bleibt (DOBZHANSKY 1950). Der chromosomale Polymorphismus erlaubt eine sehr schnelle Adaptation der Population und wirkt so gleichsam als Puffer gegenüber den Veränderungen der Umwelt.

Ob in *D. subobscura*-Populationen jahreszeitlich bedingte Änderungen der Chromosomenstruktur vorkommen, wurde an 3 Populationen geprüft. Die Populationen von **Küsnight** und **Eglisau** wurden im Frühling, im Hochsommer und im Herbst untersucht, die Population von **Braunwald** im Frühling und im Hochsommer. An 2 Populationen, **Fetan** und **Küsnight**, wurde festgestellt, wie weit die Chromosomenstruktur der Populationen sich verändert, dadurch, daß im Winter die Individuenzahl auf ein Minimum reduziert wird.

Eine ausführliche Beschreibung der Fangplätze erfolgte im Abschnitt 3 (S. 385). Es werden hier lediglich noch die Fangdaten angegeben und in großen Zügen die jahreszeitlichen Veränderungen der Biotope beschrieben. In **Küsnight** wurde der 1. Fang vom 12.—26. April 1949 ausgeführt und mit dem Frühlingsfang des darauffolgenden Jahres vom 12. April bis 20. Mai verglichen. Beide Fänge erfolgten kurz nach dem letzten Schneefall zu einer Zeit, da die Vegetation noch sehr spärlich war. Den Fangergebnissen nach zu schließen, ist die *D. subobscura*-Population in dieser Jahreszeit sehr reduziert und zahlenmäßig der *D. obscuroides*-Population weit unterlegen. Der 3. Fang erfolgte in der wärmsten und üppigsten Periode des Sommers vom 16.—21. August. Im Herbst wurde vom 10.—24. Oktober gesammelt. In dieser Jahreszeit sinkt besonders nachts die Temperatur merklich (Monatsmittel der Temperatur im Juli 18,3° C, im Oktober 8,4° C). Zudem ist überall sehr viel Obst vorhanden und die Zusammensetzung der *D.*-Fauna im Zusammenhang damit stark verändert.

In **Eglisau** wurden die 3 Fänge vom 6.—9. Juni, vom 21.—23. August und vom 19.—23. Oktober 1950 ausgeführt. Die für **Küsnight** beschriebenen Veränderungen des Biotops gelten auch hier.

In **Braunwald** wurde vom 22.—24. Mai und am 3. Juli gefangen. Im Mai lagen an den schattigen Hängen noch die letzten Schneereste und in den Fangkesseln erschienen nur vereinzelte *D. subobscura*-Individuen.

In **Fetan** wurde der eine Fang im August 1949, der andere im August 1950 ausgeführt.

In Tabelle 2 sind die Ergebnisse dieser Untersuchung zusammengestellt.

Die Unterschiede zwischen den verschiedenen Daten derselben Population wurden mit dem  $\chi^2$ -Test statistisch geprüft, konnten jedoch in keinem Falle

Tabelle 2. *Jahreszeitliche Schwankungen der Häufigkeit der Inversionen.*  
Die Zahlen geben die Anzahl (in Prozenten) der Inversionsheterozygoten an.

Inversionen	Fangplatz										
	Küschnacht			Eglisau			Braunwald		Fetan		
	Daten			Daten			Daten		Daten		
	April 1949	April 1950	August 1950	Oktober 1950	Juni 1950	August 1950	Oktober 1950	Mai 1950	Juli 1950	August 1949	August 1950
Zahl der untersuchten Tiere											
	100	85	92	65	93	99	22	43	54	73	82
Attila . . . . .	?	39	46	51	37	44	31	25	36	?	43
Aldo . . . . .	?	7	11	12	11	13	31	19	25	?	13
Ingrid . . . . .	47	55	41	48	57	50	59	56	48	45	51
Urs . . . . .	46	34	45	42	45	46	32	36	39	27	40
Ursula . . . . .	20	14	12	25	11	12	14	9	6	4	11
Umberto . . . . .	39	36	42	40	40	47	32	37	35	30	38
Ernst . . . . .	4	6	7	11	5	6	5	7	13	4	6
Emanuel . . . . .	6	9	5	6	8	7	5	—	9	15	16
Edda . . . . .	15	15	20	21	12	16	9	12	17	4	15
Eleonore . . . . .											
Ottilie . . . . .	30	24	25	23	18	25	36	21	24	18	29
Orson . . . . .											
Olga . . . . .	17	12	10	17	11	13	32	7	11	11	6
Ottokar . . . . .	5	4	4	3	8	6	9	12	6	10	4

gesichert werden. Daraus geht hervor, daß in den 4 untersuchten Populationen keine statistisch gesicherten jahreszeitlichen Variationen auftreten. Es wurden auch keine jahreszeitlich unabhängigen, zeitlichen Schwankungen der Inversionshäufigkeit gefunden. Nur die Inversion *Ursula* in Küschnacht und die Inversion *Olga* in Eglisau zeigen eine gewisse Tendenz zur Veränderung ihrer Frequenz.

## VI. Die geographische Verbreitung der Inversionen.

Die geographische Verbreitung der Inversionen von *D. subobscura* wird aus Tabelle 3 ersichtlich. Von den 23 Inversionen wurden 13 in der Schweiz, in Frankreich und in Lissabon an allen Fangplätzen gefunden. Die beiden Inversionen *Eva* und *Orest* fehlen nur in je 3 Populationen. Die Inversion *Oskar* trat zwar nur an 6 Fangplätzen auf, aber sowohl in der Schweiz, wie in Frankreich und Portugal. Die beiden Inversionen *Ortega* und *Othello* wurden zwar sehr selten gefunden, traten aber doch in der Schweiz und in Frankreich auf. Die Inversion *Othmar* wurde nur in der Schweiz gefunden, ist aber auch da so selten, daß die Zahl der untersuchten Tiere zu klein ist, um daraus mit Sicherheit auf das Fehlen dieser Inversion in Frankreich und Lissabon zu schließen. Die Inversion *Oswald* wurde nur in einem Tier in Küschnacht gefunden. Die Inversion *Ottokar* scheint in Lissabon zu fehlen.

Im ganzen sind die Inversionen von *D. subobscura* sehr weit verbreitet. Wir können keine Inversion mit Sicherheit als für ein begrenztes Gebiet endemisch bezeichnen.

Tabelle 3. Frequenz (in Prozenten) der einzelnen Inversionen in den untersuchten Populationen.

Inversionen	Fangplätze												
	Fetam	Braun- wald	Thun	Vitznau	Küs- nacht	Egglisau	Ober- dorf	Bex	Château- neuf	Tellay	Biaz	Garonne	
	82	97	82	71	242	214	103	84	99	60	88	68	44
Attila . . . . .	43,3	31,6	52,1	34,0	45,2	39,7	36,4	27,0	37,8	7,5	41,9	28,4	24,2
Aldo . . . . .	13,3	22,4	17,2	14,0	10,1	14,3	21,4	18,7	15,1	38,5	33,9	26,1	48,5
Ingrid . . . . .	51,2	45,5	51,2	48,1	50,6	54,2	54,8	44,0	50,2	46,6	55,6	51,4	40,1
Urs . . . . .	40,3	36,9	45,1	39,4	40,1	44,3	43,9	51,1	45,4	46,6	42,9	36,9	2,3
Ursula . . . . .	11,0	7,2	13,4	8,4	16,1	11,5	12,6	3,5	17,5	26,6	29,5	30,8	43,1
Umberto . . . . .	37,8	35,9	45,1	33,8	38,4	43,3	44,9	51,1	40,3	54,9	39,5	39,8	2,3
Undine . . . . .	—	—	—	—	0,8	2,3	—	—	—	—	1,2	1,5	—
Ernst . . . . .	6,1	10,3	10,9	8,5	7,8	5,5	2,9	5,9	9,3	8,3	10,8	7,4	35,2
Eva . . . . .	—	1,0	2,4	—	2,9	1,4	0,9	—	1,0	1,6	2,4	4,4	36,3
Emanuel . . . . .	15,9	4,1	3,6	2,8	7,0	7,4	5,8	15,4	1,0	1,6	13,2	5,9	13,9
Edda . . . . .	14,1	14,1	13,1	24,0	17,3	13,4	16,4	28,9	39,0	45,0	39,8	28,1	37,1
Eleonore . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ottilie . . . . .	29,3	22,6	29,2	33,9	23,6	23,0	22,2	34,4	32,9	39,9	31,4	56,0	19,0
Orson . . . . .	6,1	6,2	19,4	28,2	12,0	13,8	11,6	7,1	26,7	39,9	18,1	36,8	16,0
Olga . . . . .	5,0	6,2	2,0	—	1,2	—	2,0	4,0	4,1	2,0	2,4	—	—
Orest . . . . .	—	—	—	—	0,4	0,9	1,0	—	—	—	—	—	—
Othmar . . . . .	—	—	—	—	—	0,5	—	—	3,1	2,0	9,0	4,4	44,0
Oskar . . . . .	—	—	—	—	—	0,5	—	—	—	—	—	—	—
Ortega . . . . .	—	—	—	—	—	0,5	—	—	—	12,0	—	—	—
Othello . . . . .	—	—	—	—	—	0,5	—	—	—	—	—	1,5	—
Oswald . . . . .	—	—	—	—	0,4	—	—	—	—	—	—	—	—
Ossian . . . . .	—	—	—	—	—	0,5	—	—	—	—	—	—	—
Ottokar . . . . .	4,0	8,2	4,0	6,1	3,7	6,5	3,0	2,1	1,0	3,2	3,1	1,5	—

### VII. Das Vorkommen chromosomaler Rassen.

Wie im letzten Kapitel ausgeführt wurde, sind die Inversionen bei *D. subobscura* sehr weit verbreitet. Das Vorhandensein chromosomaler Rassen in dem untersuchten Gebiet kann deshalb nur auf Unterschieden der Frequenz der einzelnen Inversionen beruhen.

Die Häufigkeit einer Genanordnung ist von mindestens 2 Faktoren abhängig, von ihrem Selektionswert im homozygoten Zustand im betreffenden Biotop und von der Größe ihres Heterosiseffektes im heterozygoten Zustand. Eine Genanordnung mit negativem Selektionswert und positiver Euheterosis (DOBZHANSKY 1950) wird in einer Population so häufig sein, daß ein Gleichgewicht besteht zwischen möglichst vielen heterozygoten Individuen und möglichst wenigen für diese Inversion homozygoten Tieren (DOBZHANSKY 1947).

Eine 1. Methode, Unterschiede der chromosomalalen Struktur zweier Populationen zu finden, besteht darin, daß man die Häufigkeit der verschiedenen Genanordnungen registriert (z. B. DOBZHANSKY 1944, CARSON und STALKER 1947, 1949, STALKER und CARSON 1948). Dabei wird vernachlässigt, in welchem Grade die beiden obenerwähnten Faktoren an den Unterschieden zwischen den Populationen beteiligt sind.

Bei der 2. Methode, Wildpopulationen zu vergleichen, stellen wir nur die Häufigkeit der Inversionsheterozygoten fest. Es wird auch hier wieder der Unter-

schied zwischen den Populationen festgestellt, nicht aber analysiert, wie weit er auf verschiedenen Selektionswerten der homozygoten oder der heterozygoten Genanordnungen beruht. Zu einer exakten Beurteilung der Chromosomenstruktur einer Population müßten beide Beobachtungen vereinigt sein. Es müßte die Häufigkeit der homozygoten und der heterozygoten Genanordnungen bekannt sein.

Ein großer Teil der Inversionen bei *D. subobscura* sind relativ kurz und von einander unabhängig. Solche Inversionen können durch Crossing over ausgetauscht werden und somit auf Chromosomen mit verschiedenen Genanordnungen gefunden werden. Dadurch wird die Zahl der möglichen Genanordnungen erhöht. Für die 2 unabhängigen Inversionen des X-Chromosoms ist sie bereits  $2^3 = 8$ . Daher ist es nicht möglich, die Frequenzen der Genanordnungen zu ermitteln, d. h. zu prüfen, wie oft eine Inversion mit ganz bestimmten anderen Inversionen kombiniert auftritt. Da die Inversionen zahlreich sind, ist es auch nicht möglich, zu unterscheiden zwischen der homozygoten Standardgenanordnung und der homozygoten invertierten Genfolge, so daß die Resultate dieser Arbeit nur Aufschluß geben über die Frequenz der Inversionen in heterozygotem Zustand.

Die Ergebnisse finden sich in Tabelle 3 und sind in den Abb. 8 und 9 graphisch dargestellt. Diejenigen Inversionen (*Orest*, *Othmar*, *Othello*, *Oswald*, *Ossian*, *Ottokar*, *Undine*), die so selten sind, daß in der graphischen Darstellung Unterschiede zwischen den Populationen nicht zum Ausdruck kämen, wurden dort weggelassen. (Im folgenden wird unter der Inversionshäufigkeit die Frequenz der Inversionsheterozygoten verstanden).

Die Population von **Lissabon** ist verschieden von den übrigen untersuchten Populationen in der Häufigkeit von 6 Inversionen. *Urs*: Die Inversionshäufigkeit ist in der Schweiz und in Frankreich mehr oder weniger konstant (37—51%), in Lissabon dagegen sehr klein (2,3%);  $P < 0,001$ . Für die statistische Sicherung des Unterschiedes wurde die Population mit der ihr zahlenmäßig am nächsten stehenden Population mit Hilfe des  $\chi^2$ -Testes verglichen. War der Unterschied gesichert, so durfte der Unterschied auch den andern Populationen gegenüber als gesichert gelten, wenn bei diesen die Zahl der untersuchten Tiere ungefähr gleich oder größer war. *Umberto*: Auch diese Inversion ist in allen Populationen häufig mit Ausnahme von Lissabon (2,3%);  $P < 0,001$ . *Eva*: Die Inversion ist in Lissabon häufig (36%), in allen anderen Populationen selten (0—4%);  $P < 0,01$ . *Ernst*: Die Häufigkeit variiert in den übrigen Populationen zwischen 3% und 11%; in Lissabon beträgt sie 35%;  $P < 0,001$ . *Oskar*: Wurde in der Schweiz nur in Eglisau gefunden. In Frankreich trat sie in allen Populationen auf, in Lissabon ist sie häufig, 44%;  $P < 0,001$ . *Ingrid*: Ist in allen Populationen häufig (40—56%). In Lissabon ist die Häufigkeit am kleinsten; doch ist der Unterschied nur einzelnen Populationen gegenüber gesichert.

Die Population von **Tellay** ist in der Häufigkeit von 2 Inversionen von den übrigen Populationen verschieden. *Attila*: Die Inversionshäufigkeit variiert stark von Population zu Population (8—52%). Tellay ist mit 8% am tiefsten;  $P < 0,001$ . *Ortega*: Wurde nur in Eglisau und Tellay gefunden. Der Unterschied zwischen den beiden Häufigkeiten ist statistisch gesichert;  $P < 0,001$ .

Die Häufigkeit der Inversion *Aldo* ist in der Schweiz klein (10—22%). Sie wird in Frankreich größer (15—39%),  $P < 0,001$ , und erreicht in Lissabon 49%;

$P < 0,001$ . Die Inversionen *Edda* und *Eleonore* sind in der Schweiz weniger häufig (13—29%) als in Frankreich und Lissabon (28—45%);  $P < 0,001$ . Die Inversion *Ursula* ist in der Schweiz selten (4—16%), wird in Frankreich häufiger (18—31%),

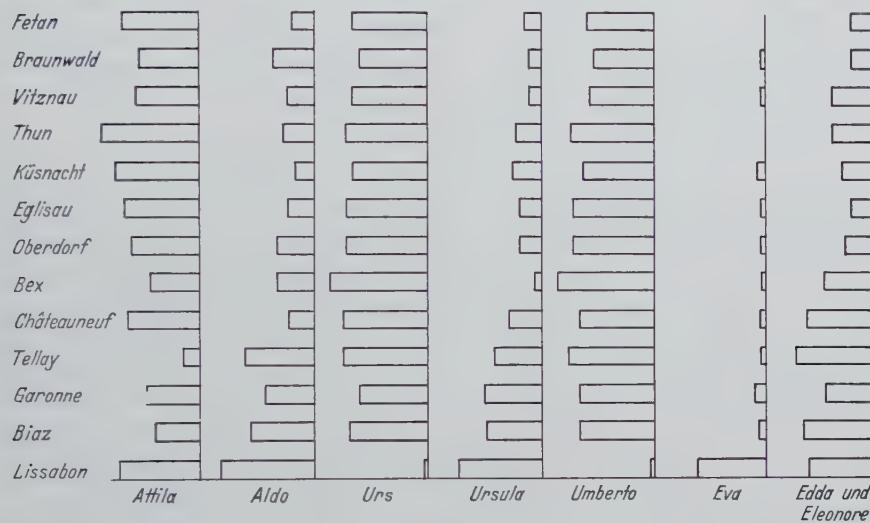


Abb. 8.

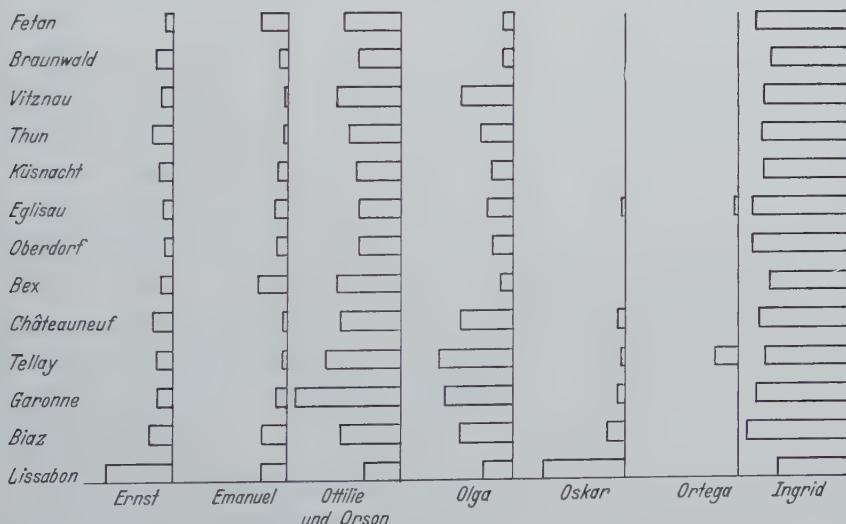


Abb. 9.

Abb. 8 u. 9. Häufigkeit der Inversionen (in Prozenten). Die Höhe der Säulen stellt die Häufigkeit dar. Die Namen der Inversionen sind links angegeben. Die entsprechenden Werte der 13 Populationen stehen horizontal nebeneinander.

$P < 0,001$ , und ist in Lissabon am häufigsten (43%);  $P < 0,001$ . Die Häufigkeit der Inversionen *Orson* und *Ottolie* ist in den schweizerischen Populationen beinahe konstant (22—34%). In Frankreich ist sie größer (31—56%);  $P \sim 0,001$ . In Lissabon erreicht sie wieder die Größe der schweizerischen Populationen (19%);  $0,01 > P > 0,001$ . Die Inversion *Olga* verhält sich ähnlich wie *Orson* und *Ottolie*: Schweiz 6—28%, Frankreich 18—40%;  $P < 0,001$ ; Lissabon 16%,  $0,01 < P < 0,05$ .

Die Unterschiede zwischen diesen Gruppen von Populationen wurden mit der  $\chi^2$ -Methode gesichert.

Diese Ergebnisse zeigen, daß auch bei *D. subobscura* chromosomal Rassenbildung stattgefunden hat, trotzdem die Art über das relativ kleine untersuchte

Gebiet mehr oder weniger kontinuierlich verbreitet ist und obschon die Migrationsrate wahrscheinlich groß ist.

Tabelle 4. Durchschnittliche Zahl heterozygoter Inversionen/Tier.

n Zahl der untersuchten Tiere; oben ♂ unten ♀.

Fangplatz	n	Durchschnittliche Inversionen je Individuum	Variationsbreite
Fetan . . . .	♂ 22	2,3	0—6
	♀ 60	3,3	0—8
Braunwald . .	11	2,2	0—4
1. Fang . .	32	2,4	0—7
Braunwald . .	10	2,8	1—5
2. Fang . . .	44	2,5	0—7
Vitznau . . . .	27	2,6	0—7
	44	3,7	0—8
Thun . . . .	24	2,9	0—6
	58	3,8	0—11
Küschnacht . .	31	2,3	0—5
1. Fang . . .	54	3,1	0—8
Küschnacht . .	30	2,3	0—6
2. Fang . . .	62	3,4	0—9
Küschnacht . .	22	2,7	0—10
3. Fang . . .	43	3,4	0—8
Eglisau . . . .	31	2,6	0—8
1. Fang . . . .	62	2,9	0—8
Eglisau . . . .	31	2,2	0—6
2. Fang . . . .	68	3,6	0—9
Eglisau . . . .	6	3,7	1—5
3. Fang . . . .	16	3,1	0—8
Oberdorf . . . .	19	2,4	0—6
	84	3,2	0—8
Bex . . . . .	36	2,8	0—8
	48	3,3	0—9
Châteauneuf . .	33	3,5	0—9
	66	3,4	0—7
Garonne . . . .	14	4,0	0—7
	54	4,4	0—9
Tellay . . . . .	20	4,1	0—8
	40	4,6	1—9
Biaz . . . . .	26	4,0	0—8
	62	4,8	0—11
Lissabon . . . .	11	3,4	0—6
	33	4,2	0—10

halb wurden die Geschlechtschromosomen vernachlässigt und nur die durchschnittliche Zahl der autosomalen Inversionen pro Individuum für die statistischen Berechnungen verwendet.

In Tabelle 5 sind die Ergebnisse der statistischen Prüfung zusammengestellt. Danach ist der Polymorphismus der *D. subobscura*-Populationen an der Garonne, in Tellay und in Biaz statistisch gesichert höher als in den schweizerischen Populationen. Der Unterschied gegenüber Vitznau, Thun und Bex ist nur schwach gesichert. (Eine Ausnahme bilden Garonne-Küschnacht, 3. Fang und

### VIII. Der strukturelle Cromosomenpolymorphismus der Populationen.

Der Grad des chromosomal, strukturellen Polymorphismus einer Population kann abgelesen werden an der durchschnittlichen Zahl heterozygoter Inversionen pro Individuum, da die Träger der verschiedenen Genanordnungen in einer Population eine einheitliche Fortpflanzungsgemeinschaft bilden.

Bei *D. subobscura* wurde für 13 Populationen die durchschnittliche Zahl heterozygoter Inversionen pro Individuum bestimmt. Die Ergebnisse sind in Tabelle 4 zusammengestellt. Für die Männchen sind die Durchschnitte kleiner als für die Weibchen, weil im hemizygoten X-Chromosom der Männchen Inversionen nicht heterozygot auftreten können.

Die statistische Prüfung des Unterschiedes der Werte der verschiedenen Populationen erfolgte nach dem t-Verfahren. Es zeigte sich dabei, daß die Zahl der untersuchten Tiere zu klein ist, um männliche und weibliche Tiere getrennt behandeln zu können. Deshalb

waren die Geschlechtschromosomen vernachlässigt und nur die durchschnittliche Zahl der autosomalen Inversionen pro Individuum für die statistischen Berechnungen verwendet.

Tellay-Vitznau. In Eglisau, 3. Fang, ist die Zahl der untersuchten Tiere so klein, daß die Unterschiede nicht gesichert werden konnten.)

Die schweizerischen Populationen sind unter sich gleich, ebenso die französischen.

**Lissabon** steht zwischen den beiden Gruppen, doch ist auch hier die Zahl der untersuchten Individuen zu klein, um feinere Unterschiede zu sichern.

## IX. Diskussion.

### a) Jahreszeitliche Schwankungen der Inversionsfrequenz.

In den 3 Populationen, Küsnacht, Eglisau und Braunwald ist die Häufigkeit der Inversionen in den verschiedenen Jahreszeiten mehr oder weniger konstant, soweit dies aus den 2—3 Stichproben ersichtlich ist.

Die Untersuchungen an *D. pseudoobscura* (DOBZHANSKY 1948) zeigen, daß Befunde an Populationen nicht ohne weiteres für die Art als Ganzes gelten. Es können wohl die einen Populationen solche jahreszeitlichen Schwankungen der Häufigkeit ihrer Inversionen aufweisen, während andere sich im Laufe der Jahreszeiten nicht verändern.

Die Ursache des Fehlens jahreszeitlicher Variationen wurde von DOBZHANSKY diskutiert. Danach braucht sie keineswegs darin zu liegen, daß sich die Inversionen der Selektion gegenüber neutral verhalten. Es ist vielmehr möglich, daß das durch den Heterosiseffekt bedingte Gleichgewicht eine Veränderung der Frequenz einer Inversion verhindert oder doch wenigstens vermindert. Anderseits besteht die Möglichkeit, daß nach dem Gesetz des Minimums die Inversionshäufigkeit durch einen im Laufe der Jahreszeiten sich nicht verändernden ökologischen Faktor bestimmt wird, so daß eine Veränderung der übrigen ökologischen Faktoren keinen Effekt zur Folge hat.

Die Konstanz der Chromosomenstruktur ist von Bedeutung beim Vergleich von Populationen. Theoretisch können nur Populationen miteinander verglichen werden, die zur selben Zeit untersucht worden sind. Praktisch ist dies nicht möglich. Wenn wir nun Populationen, die zu verschiedener Zeit untersucht wurden, dennoch miteinander vergleichen wollen, müssen wir das Ausmaß ihrer Veränderung im Laufe der verschiedenen Jahreszeiten kennen. In der vorliegenden Arbeit hat es sich gezeigt, daß diese jahreszeitlichen Schwankungen klein sind, jedenfalls kleiner als die Unterschiede zwischen den einzelnen Populationen.

### b) Die weite geographische Verbreitung der Inversionen bei *D. subobscura*.

CARSON und STALKER (1947) fanden bei *D. robusta* aus 7 nordamerikanischen Staaten 19 verschiedene Genanordnungen. Vier davon traten nur in einer einzigen Population auf. Vier weitere wurden in einigen Populationen gefunden, während sie in anderen gut untersuchten Populationen fehlen.

Bei *D. pseudoobscura* fand DOBZHANSKY (1944) 15 Genanordnungen, von denen keine im ganzen Verbreitungsgebiet der Art vorkommt. Einige sind endemisch für kleinere Gebiete, andere sind sehr weit verbreitet.

Beide Arten, *D. robusta* und *D. pseudoobscura*, sind Wildbiotoparten und werden kaum in Kulturbiotopen gefunden. Eine passive Durchmischung der Populationen, die die geographische Isolation durchbricht, findet deshalb nicht

Tabelle 5. Vergleich der strukturellen Heterozygotie

Die Zahlen geben die Wahrscheinlichkeit

Braunwald . .	> 0,05							
Braunwald . .	> 0,05	> 0,05						
Vitznau . . .	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05				
Thun . . . .	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05			
Küschnacht . .	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05		
Küschnacht . .	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05		
Küschnacht . .	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05		
Eglisau . . .	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05		
Eglisau . . .	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05		
Eglisau . . .	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05		
Oberdorf . . .	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05		
Bex . . . . .	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05		
Châteauneuf .	> 0,05	0,05—0,01	> 0,05	> 0,05	> 0,05	> 0,05		
Garonne . . .	0,01—0,001	0,01—0,001	0,01—0,001	0,05—0,01	0,05—0,01	< 0,001	0,01—0,001	
Tellay . . . .	< 0,001	< 0,001	< 0,001	0,01—0,001	0,05—0,01	< 0,001	< 0,001	
Biaz . . . . .	< 0,001	0,01—0,001	< 0,001	0,05—0,01	0,05—0,01	< 0,001	< 0,001	
Lissabon . . .	> 0,05	0,05—0,01	0,05—0,01	> 0,05	> 0,05	0,05—0,01	> 0,05	
	Fetan	Braunwald	Braunwald	Vitznau	Thun	Küschnacht	Küschnacht	
		1. Fang	2. Fang			1. Fang	2. Fang	

statt. Zudem ging die Verbreitung von Entstehungszentrum aus so langsam vor sich, daß eine fortschreitende Differentiation möglich war. Diese beiden Faktoren begünstigen die Bildung chromosomaler Rassen.

Anders verhalten sich Kulturbiotoparten wie *D. melanogaster* und *D. ananassae*. In Wildpopulationen von *D. ananassae* fand KIKKAWA (1938) 5 Inversionen, 3 davon in Stämmen aus Nordamerika, Japan und China. In brasilianischen Stämmen fanden DOBZHANSKY und DREYFUS (1943) weitgehend dieselben Inversionen. Diese weite Verbreitung der Inversionen läßt sich sowohl dadurch erklären, daß die Verbreitung der Art passiv war und deshalb relativ schnell erfolgte, als auch durch die immer wieder neu stattfindende Durchmischung der Populationen.

Bei diesen Betrachtungen nehmen wir an, daß jede Inversion nur 1mal entstanden ist, daß also alle Chromosomen mit derselben Genanordnung auf ein einziges Ahnenchromosom zurückgehen. Wie weit diese Annahme gerechtfertigt ist, wird von DOBZHANSKY (1944) am Beispiel von *D. pseudoobscura* diskutiert. Er zeigt, daß Chromosomenmutationen ein an und für sich seltenes Ereignis sind. Da zudem nach den Versuchen von HELFER (1941) mit Röntgenstrahlen an *D. pseudoobscura* kein Chromosom vor den andern dazu neigt, zu brechen, und auch auf den einzelnen Chromosomen keine bevorzugten Bruchstellen nachgewiesen werden konnten, ist die Wahrscheinlichkeit außerordentlich klein, daß dieselbe Inversion mehrmals entsteht. Auch MULLER (1940 a, zit. WHITE 1948) betont, daß die Wahrscheinlichkeit der Wiederholung einer Strukturmutter so klein ist, daß sie vernachlässigt werden kann. Bei *D. subobscura* scheinen mehrmals 2 Inversionen an derselben Chromosomenstelle zu beginnen. Ob bei dieser Art in den Chromosomen bevorzugte Bruchstellen vorhanden sind, wird zur Zeit in Wien untersucht (persönliche Mitteilung von Herrn Prof. Dr. F. MAINX). Wie eingehend Strukturmutteranalyse analysiert werden müssen, bevor aus einem ähnlichen cytologischen Aspekt von verschiedenen Aberrationen auf bevorzugte

der untersuchten Populationen.

*P* für zufällige Unterschiede an.

>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05
>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05
>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05
>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05
>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05
0,05—0,01	<0,001	0,01—0,001	>0,05	>0,05	<0,001	0,05—0,01	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05
0,01—0,001	<0,001	<0,001	0,05—0,01	<0,001	0,05—0,01	<0,001	0,05—0,01	0,05—0,01	0,05—0,01	>0,05
0,01—0,001	<0,001	<0,001	>0,05	<0,001	0,05—0,01	0,05—0,01	0,05—0,01	0,05—0,01	>0,05	>0,05
>0,05	0,05—0,01	>0,05	>0,05	0,05—0,01	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05
Küschnacht	Eglisau	Eglisau	Eglisau	Oberdorf	Bex	Château-neuf	Garonne	Tellay		Biaz
3. Fang	1. Fang	2. Fang	3. Fang							

Bruchstellen geschlossen werden darf, zeigt die Arbeit von TAYLER, IVES and EVANS (1952).

Der Zusammenhang zwischen dem ökologischen Verhalten einer Art und der Tendenz, chromosomal Rassen zu bilden, zeigt erneut, wie wichtig die Kenntnisse der Ökologie der Arten zur Lösung populationsgenetischer Fragen sind. Für *D. subobscura* machte BURLA (1950) bei der Aufnahme eines Artinventars von *Drosophila* für die Schweiz interessante ökologische Beobachtungen. Er unterscheidet 5 Biotope und bestimmte die relative Häufigkeit von *D. subobscura* in jedem Biotop (Abb. 10). Dabei erwies sich, daß *D. subobscura* eine ausgesprochen euryök Art ist. Sie ist zwar eine Wildbiotopart, wird aber oft auch in Kulturbiotopen gefunden.

In diesem Zusammenhang betrachtet ist die weite Verbreitung der Inversionen, das Fehlen von rassischen Unterschieden in der Spezifität der Inversionen nicht überraschend, um so mehr, als die Migrationsrate von *D. subobscura* sehr hoch vermutet wird.

### c) Das Vorkommen chromosomal Rassen.

DOBZHANSKY (1944) unterschied 3 Variationsmöglichkeiten innerhalb der Populationen einer Art: 1. Makrovariationen, 2. ökologische Mikrovariationen und 3. zufällige Variationen. Die Letztgenannten können nur in sehr kleinen und mittleren Populationen entstehen, weshalb ich sie hier vernachlässige.

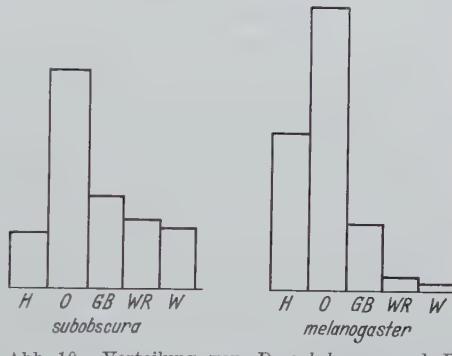


Abb. 10. Verteilung von *D. subobscura* und *D. melanogaster* über die Biotope. Die Säulen stellen die durchschnittliche Anzahl von Individuen dar, die an sämtlichen Plätzen des betreffenden Biotops gefangen wurden. *W* Wald, *WR* Waldrand, *GB* freistehende Gehölze, *O* Wiesen mit Obstbäumen, *H* Hausnähe.

Makrovariationen sind um so mehr voneinander verschieden, je weiter sie geographisch voneinander entfernt sind. Bei *D. pseudoobscura* zeigen die Populationen von Westen nach Osten eine zunehmende Veränderung in der Häufigkeit von Genanordnungen. Die Populationen von *D. robusta* unterscheiden sich in ihrer chromosomal Struktur um so mehr voneinander, je weiter sie in der Richtung von Norden nach Süden entfernt sind (CARSON und STALKER 1947). Nach DOBZHANSKY können die Makrovariationen ökologisch, durch die zunehmende Veränderung des Biotops bedingt sein, oder sie können phylogenetisch entstanden sein während der langsam fortschreitenden Ausbreitung seiner Art. Letztere mag teilweise für *D. robusta* gelten, für *D. subobscura* kommt sie wegen der hohen Migrationsrate wohl kaum in Frage.

Um Makrovariationen bei *D. subobscura* sichtbar zu machen, wurden in den Abb. 8 und 9 die Populationen nach ihrer geographischen Lage angeordnet. **Fetan** ist der östlichste Fangplatz, **Lissabon** der westlichste. Eine statistisch gesicherte zunehmende Häufigkeit von Osten nach Westen finden wir für die 4 Inversionen: *Aldo*, *Ursula*, *Edda* und *Eleonore*. Wir sind versucht, die Häufigkeitszunahme und -wiederabnahme der Inversionen *Orson* und *Ottolie* dahin zu interpretieren, daß die eine Genanordnung von Osten nach Westen zunimmt und dabei immer mehr die reziproke Genanordnung verdrängt. An der **Garonne** wäre die Standardanordnung ungefähr gleich häufig, wie die Genanordnung mit den Inversionen *Orson* und *Ottolie*. (Die Inversionen *Orson* und *Ottolie* treten immer zusammen auf, vgl. S. 392.) In einem solchen Falle würden 50% der Tiere heterozygot. Doch liegen keine Daten vor, um diese Interpretation zu stützen.

Mikrovariationen sind durch Anpassung an verschiedene Mikroklimata in der gleichen geographischen Region entstanden. Es sind Anpassungsformen an Wälder, Sümpfe usw. Jahreszeitliche Variationen und Mikrovariationen sind beides Ökotypen, sie sind somit beide verschiedene Erscheinungsformen desselben Phänomens, der Anpassung. So fand DOBZHANSKY bei *D. pseudoobscura* (1943) eine schöne Korrelation zwischen der Häufigkeit einiger Genanordnungen und der Höhe des Fangplatzes. Auch für *D. robusta* zeigten STALKER und CARSON (1948), daß einige Genanordnungen einen größeren selektiven Wert bekommen, je höher gelegen der Biotop ist.

DOBZHANSKY zeigte jedoch in Populationskastenversuchen, daß dieselbe Genanordnung aus verschiedenen geographischen Regionen einen verschiedenen Gengehalt haben kann. Dadurch kann ihr selektiver Wert ein anderer werden. Deshalb braucht sich eine Anpassungsform nicht über das ganze Verbreitungsgebiet einer Art im gleichen Biotop zu wiederholen. So verhält sich die Genanordnung *Arrowhead* von *D. pseudoobscura* in Mt. San Jacinto, Kalifornien anders als in den Sierras. In Mt. San Jacinto zeigt sie keine Veränderung der Häufigkeit mit der Höhe über Meer, während sie in den Sierras deutlich häufiger wird, je höher der Fangplatz liegt.

Um bei *D. subobscura* solche Mikrovariationen zu finden, müssen wir die Populationen nach ökologischen Gesichtspunkten vergleichen. Wir prüften als erstes, ob, wie bei *D. pseudoobscura* und *D. robusta* ein Höhengradient vorliegt. Dazu verglichen wir die 3 Populationen **Fetan**, 1750 m ü. M., **Braunwald**, 1300 m ü. M., und **Vitznau**, 450 m ü. M. In den Abb. 8 und 9 sind dies die 3 Stationen, die am meisten rechts stehen. Es ist jedoch für keine Inversion eine korrelative

Abhängigkeit der Häufigkeit von der Höhe des Fangplatzes nachzuweisen. Während bei *D. robusta* nur für einen Teil der Genanordnungen eine solche Abhängigkeit nicht zu finden ist, fehlt sie bei *D. subobscura* in den untersuchten Populationen ganz. Nach den Resultaten von DOBZHANSKY an *D. pseudoobscura* ist aber eine Verallgemeinerung dieses Befundes auf alle Populationen der Art nicht möglich.

Eine Abhängigkeit von anderen ökologischen Faktoren, wie Temperatur, Feuchtigkeit, Länge der Vegetationsperiode, Reichtum der Vegetation usw. ist nicht zu sehen. Immerhin liegen wohl in den Populationen von Tellay und Lissabon Mikrovariationen vor.

Zufällige Variationen, die in kleinen Populationen entstehen können, sind in den untersuchten *D. subobscura*-Populationen nicht zu erwarten. Die Art ist über das ganze Untersuchungsgebiet mehr oder weniger kontinuierlich verbreitet (HADORN und Mitarbeiter 1952). Zudem bilden sich innerhalb einer Population wohl keine chromosomal bedingten Kleinpopulationen. DOBZHANSKY (1944) hat für *D. pseudoobscura* gezeigt, daß die Träger verschiedener Genanordnungen in einer Population eine einheitliche Fortpflanzungsgemeinschaft bilden. Es ist anzunehmen, daß das Gleiche auch für *D. subobscura* gilt.

Zusammenfassend können wir sagen, daß bei *D. subobscura* Makrovariationen und Mikrovariationen (Tellay, Lissabon) vorhanden sind. Dabei kennen wir den induzierenden ökologischen Faktor nicht. Einschränkend ist noch beizufügen, daß wir nicht annehmen können, daß der genische Gehalt und damit der selektive Wert der Inversionen in den verschiedenen Populationen der gleiche ist.

#### *d) Der chromosomale strukturelle Polymorphismus der Populationen.*

Die Untersuchungen des chromosomal strukturellen Polymorphismus der *D. willistoni*-Populationen (BRITO DA CUNHA und Mitarbeiter 1950) führten zu folgenden Ergebnissen:

Der Grad des Polymorphismus ist proportional zur Zahl der ökologischen Nischen, die die Art in einer gegebenen geographischen Region besetzt hält. Diese Zahl der ökologischen Nischen, die einer Art zur Verfügung stehen, ist abhängig von der Mannigfaltigkeit des Biotops, von der Konkurrenz durch andere Arten und von der Vielseitigkeit der Art, d. h. von der Zahl der ökologischen Nischen, an die sich die Art bereits anzupassen vermochte. Dies ist weitgehend eine Funktion der Zeit. Am Rande des Verbreitungsgebietes wird die Anpassung noch wenig weit fortgeschritten sein, vorausgesetzt, daß das Verbreitungsgebiet nicht durch eine geographische Barriere begrenzt ist.

Es fällt außerordentlich schwer, die Zahl der von *D. subobscura*-Populationen besetzten ökologischen Nischen zu schätzen, da wir die Lebensweise dieser Art noch keineswegs kennen. Die Mannigfaltigkeit des Biotops der verschiedenen Fangplätze ist in Abschnitt 3 beschrieben. Sie ist durchaus verschieden in Regionen, in denen die Populationen die gleiche Inversionsfrequenz zeigen. Welche Arten mit *D. subobscura* konkurrieren, wissen wir noch nicht. Vorerst würde man annehmen, daß die am nächsten verwandten Arten die ähnlichste Lebensweise haben. Es wurde deshalb die relative Häufigkeit von *D. subobscura* innerhalb der *obscura*-Gruppe und innerhalb der ganzen Gattung bestimmt (Tabelle 6).

*D. subobscura* ist in Westeuropa nicht mehr in fortschreitender Ausbreitung begriffen. Der westliche Rand des Verbreitungsgebietes ist geographisch bedingt. Der Anpassungsgrad kann deshalb in allen untersuchten Populationen gleich hoch angenommen werden.

Wenn wir dies berücksichtigen, würden wir annehmen, daß der Polymorphismus der *D. subobscura*-Population von Biaz infolge der außerordentlichen Einzigartigkeit des Biotops klein ist, trotzdem die Art kaum einer Konkurrenz ausgesetzt ist. Im Gegensatz dazu erwarten wir in Thun einen großen Polymorphismus, da der Biotop sehr reichhaltig ist, und da zudem *D. subobscura* auch hier die dominierende Art ist. Dies ist jedoch nicht der Fall. Die durchschnittliche Inversionenzahl in Biaz ist schwach gesichert höher als in Thun. Aus diesem und anderen Beispielen müssen wir schließen, daß *D. subobscura* sich in dieser Hinsicht anders verhält als *D. willistoni*. Welche Faktoren bei *D. subobscura* den Polymorphismus der Populationen bestimmen, wissen wir nicht. Man könnte vermuten, daß der Polymorphismus im marin, ausgeglichenen Klima größer ist als im kontinentalen.

#### Zusammenfassung.

1. Von 13 Populationen aus der Schweiz, aus Frankreich und aus Portugal wurde die Chromosomenstruktur untersucht.

2. Die 23 verschiedenen Inversionen, die in den Populationen auftraten, werden beschrieben.

3. Die Inversionen sind weitverbreitet. Mit Sicherheit als endemisch zu bezeichnende Inversionen wurden keine gefunden.

4. Die Inversionsfrequenzen unterliegen keinen jahreszeitlichen Schwankungen.

5. Die Populationen unterscheiden sich zum Teil in der Häufigkeit einzelner Inversionen.

6. In den französischen Populationen ist der chromosomale Polymorphismus größer als in den schweizerischen Populationen.

7. Die Ergebnisse werden diskutiert.

Tabelle 6. Häufigkeit (in Prozenten) von *D. subobscura* innerhalb der *obscura*-Gruppe und innerhalb der Gattung.

n Zahl der untersuchten Tiere.

Fangplatz	n	% der <i>obscura</i> - Gruppe	% der Gattung	Arten- zahl
Fetan . . . .	—	—	—	—
Braunwald . .	830	31	6	14
1. Fang				
Braunwald . .	246	75	57	12
2. Fang				
Vitznau . . . .	374	46	34	9
Thun . . . .	140	85	81	9
Küschnacht . .	—	—	—	—
1. Fang				
Küschnacht . .	236	73	56	12
2. Fang				
Küschnacht . .	288	100	1	8
3. Fang				
Eglisau . . . .	—	—	—	—
1. Fang				
Eglisau . . . .	268	56	40	12
2. Fang				
Eglisau . . . .	256	100	12	7
3. Fang				
Oberdorf . . .	227	91	91	4
Bex . . . .	1270	—	20	12
Châteauneuf . .	1067	73	66	15
Garonne . . . .	1909	96	75	12
Tellay . . . .	2141	66	56	13
Biaz . . . .	1578	98	95	8
Lissabon . . . .	283	80	74	7

## Literatur.

BRITO DA CUNHA, A., H. BURLA and TH. DOBZHANSKY: Adaptive chromosomal Polymorphism in *Drosophila willistoni*. *Evolution* **4**, 212 (1950). — BRITO DA CUNHA, A.: Modification of the adaptive values of chromosomal types in *Drosophila pseudoobscura* by nutritional variables. *Evolution* **5**, 395 (1951). — BURLA, H.: Systematik, Verbreitung und Ökologie der *Drosophila*-Arten der Schweiz. *Rev. suisse Zool.* **58**, 23 (1950). — CARSON, H. L., and H. D. STALKER: Gene arrangements in natural populations of *Drosophila robusta Sturtevant*. *Evolution* **1**, 113 (1947). — Seasonal variation in gene arrangement frequencies over a three-year period in *Drosophila robusta Sturtevant*. *Evolution* **3**, 322 (1949). — DOBZHANSKY, TH.: Microgeographic variation in *Drosophila pseudoobscura*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **25**, 311 (1939). — Genetics of natural populations. IX. Temporal changes in the composition of populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* **28**, 162 (1943). — Chromosomal Races in *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis*. *Carnegie Instn. Publ.* **554**, 47 (1944). — Adaptive changes induced by natural selection in wild populations of *Drosophila*. *Evolution* **1**, 1 (1947). — Genetics of natural populations. XVI. Altitudinal and seasonal changes produced by natural selection in certain populations of *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis*. *Genetics* **33**, 158 (1948). — Genetics of natural populations. XIX. Origin of heterosis through natural selection in populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* **35**, 288 (1950). — DOBZHANSKY, TH., and A. DREYFUS: Chromosomal aberrations in brazilian *Drosophila ananassae*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **29**, 301 (1943). — DOBZHANSKY, TH., and M. L. QUEAL: Genetics of natural populations. I. Chromosome variation in populations of *Drosophila pseudoobscura* inhabiting isolated mountain ranges. *Genetics* **23**, 239 (1938). — DUBININ, N. P., and G. G. TINIakov: Inversion gradients and natural selection in ecological races of *Drosophila funebris*. *Genetics* **31**, 537 (1946). — EMMENS, C. W.: The morphology of the nucleus in the salivary glands of four species of *Drosophila*. *Z. Zellforsch.* **26**, 1 (1937). — FRIZZI, G.: I cromosomi delle ghiandole salivari di *Drosophila subobscura*. *Sci. Genet. (Torino)* **3**, 205 (1950). — GENSLER, C.: Der Begriff der Vegetationszeit. *Diss. Univ. Zürich* 1946. — HADORN, E., H. BURLA, H. GLOOR u. F. ERNST: Beitrag zur Kenntnis der *Drosophila*-Fauna von Südwesteuropa. *Z. Vererbungslehre* **84**, 133 (1952). — HELFER, R. G.: A comparison of X-ray induced and naturally occurring chromosomal variations in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* **24**, 278 (1941). — KIKKAWA, H.: Studies on the genetics and cytology of *Drosophila ananassae*. *Genetica (s'Gravenhage)* **20**, 458 (1948). — KOLLER, P. C.: Genetics of natural populations. III. Gene arrangements in populations of *Drosophila pseudoobscura* from contiguous localities. *Genetics* **24**, 22 (1939). — MAINX, F., TH. KOSKE u. E. SMITAL: Untersuchungen über die chromosomale Struktur europäischer Vertreter der *Drosophila obscura*-Gruppe. *Z. Vererbungslehre* **85** (1953). — PHILIP, U., J. M. RENDEL, H. SPURWAY and J. B. S. HALDANE: Genetics and karyology of *Drosophila subobscura*. *Nature (Lond.)* **154**, 260 (1944). — STALKER, H. D., and H. L. CARSON: An altitudinal transect of *Drosophila robusta Sturtevant*. *Evolution* **2**, 295 (1948). — TAYLOR, H., P. T. IVES and A. T. EVANS: Changing the gene order and number in natural populations. *Evolution* **6**, 19 (1952). — TIMOFEEFF-RESSOVSKY, N. W.: Über geographische Temperaturrassen bei *Drosophila funebris* F. *Arch. Naturgesch.*, N. F. **4**, 245 (1935). — Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctata* L. *Biol. Zbl.* **60**, 130 (1940). — WHITE, M. J. D.: Animal cytology and evolution. Cambridge University Press 1948. — WRIGHT, S., and TH. DOBZHANSKY: Genetics of natural populations. XII. Experimental reproduction of some of the changes caused by natural selection in certain populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* **31**, 125 (1946). — ZOLLINGER, E.: Ein strukturell homozygoter Stamm von *Drosophila subobscura* aus einer Wildpopulation. *9. Jber. Schweiz. Ges. für Vererbungsforsch. Arch. Klaus-Stiftg* **15**, 33 (1950).

Dr. ELISABETH STUMM-ZOLLINGER, Zürich, Zool.-vergl. anatomisches Institut.

Arvelighetsinstituttet, University of Oslo, Norway.

THE HISTOGENESIS OF A NEW TUMOR  
IN *DROSOPHILA MELANOGASTER*, AND A COMPARISON  
WITH TUMORS OF FIVE OTHER STOCKS.

By  
PER OFTEDAL.

With 7 figures in the text.

(Received February 7, 1953.)

*Introduction*<sup>1</sup>.

A number of genetically determined tumors in *Drosophila* larvae and adults have been described by several authors (reviews in BURDETTE 1950a, SCHARRER and LOCHHEAD 1950). The tumors appear as black masses in the larvae at a definite stage of development, persisting in the imago. The black pigment is probably melanin (HARTUNG and TILLINGHAST 1949). Several authors mention that deposition of melanin takes place only in the later stages of tumor development (BURDETTE 1950b, HARTUNG and TILLINGHAST 1949, STARK 1937, RUSSELL 1940). Some of the tumors are connected with lethals (BRIDGES 1916, RAPOPORT 1938, RUSSELL 1940, STARK 1918), while others are "benign" tumors, causing the larvae harm only in rare instances (BRNČIC 1949, GHELELOVITCH 1950, RUSSELL 1942, STARK 1919a, WILSON 1924).

The present investigation has been carried out in an attempt to determine whether *Drosophila* tumors may be regarded as true neoplasms, or are merely physiological reactions of a type probably limited to insects, as the experiments of ERMİN (1939) may lead one to believe. A summary of the results has already been printed (OFTEDAL 1952).

*Materials and Methods.*

The tumor stock used in this investigation was derived from a *ma*<sup>49d</sup> ♀ at Arvelighetsinstituttet, University of Oslo, Norway. The tumor is genetically determined by a recessive in the second chromosome, the exact location of which has so far been impossible to determine. [The report by OFTEDAL (1951) of a location between *c* and *px* cannot be sustained.] It is given the name of *tu*(2)49 $k^2$ .

<sup>1</sup> I would like to express my gratitude towards Professor OTTO LOUS MOHR for affording me working facilities at Arvelighetsinstituttet, and to JEANNE COYNE MOSSIGE for valuable help and criticism, especially regarding the genetical part of the study. I also wish to thank Professor BONNIER of Stockholm for the *yl*(1)7♂, Professor HARTUNG of Rhode Island for the *vg bw mt*<sup>4</sup> ♀, and Dr. BURDETTE of New Orleans for the *tu*<sup>9</sup> ♀, the *y B*<sup>263-43</sup> ♀, and the *tu-36a* ♀ used in this study. The investigation has been supported in part by a research grant from the *Norwegian Cancer Society*.

<sup>2</sup> The terminology of tumor stocks is at present extremely varied. As it is usually impossible to ascribe a specific locus within a chromosome to a tumor factor, it is hereby proposed to adopt for tumor factors the terminology in current use for deficiencies and translocations: *tu* indicating a tumor factor, the number in parenthesis the location of the main factor by chromosome, and after the parenthesis year and month of discovery annotated in the usual way.

The tumor stock is at present carried in two inbred lines, after having been isogenized for the second and third chromosomes. Tumor incidence has been 61.0% on the average for the last five generations, but varies widely from generation to generation. It has been, consistently, about 10% higher in males than in females.

In  $tu(2)49k: ma^{49d}$  the tumors may be found as pigmented masses in the larvae at around 96 hours after hatching. Pupation is somewhat retarded, and takes place at 120–125 hours, at 25° C. The tumors are principally located in the caudal region of the larval abdomen, and near the posterior part of the cardia region of the ventricle. The site of the tumor is usually fixed, but sometimes small tumors may be seen moving with the blood stream. The same observation has been made on other tumor stocks, e. g.  $vg bw mt^4$ , and  $tu^g$ . In the imago, tumors may be found in any part of the fly, but most commonly in the abdomen, and rarely in the head or legs. The number may vary from one to near a dozen per fly, one or a few being the most usual. Outcrossing to wild type gives no tumor offspring in the  $F_1$ , and very few in  $F_2$ . Reciprocal crosses with marker stocks have indicated that modifiers are present in the first and third chromosomes of the tumor stock. These modifiers may be present or absent in other non-tumor stocks. Crosses with  $vg bw mt^4$  and with  $tu^g$  both show that even the modifiers must vary between stocks. WILSON (1924) got the opposite result in a cross between his two lines of "benign" tumor.

The incidence of tumor in  $tu(2)49k: ma^{49d}$  falls sharply within each culture after three or four days. In one line the incidence falls from 68% for the first three days, to 36.0% for the remaining. In the other line the corresponding percentages are 80% and 19%. The total number of flies counted is 1224 and 1490 respectively. This suggests that food supply is a limiting factor for penetrance.

The age of the mother has been found not to influence the penetrance of the tumor factor.

The tumor factor appears also to influence the number of ocellar hairs in the imago. Counts from several stocks are given in Table 1. The number of ocellar hairs in  $tu(2)49k: ma^{49d}$  flies is significantly higher than in flies from wild type and  $ma$  stocks. This result is interesting, in view of the fact that one of the tumor stocks of WILSON (1924) was derived from a strain which was under selection for higher bristle number, and that the tumor factor appears to have been selected for at the same time.

For the present investigation, eggs were collected according to SCHWEITZER (1935); hatching larvae were removed at one or two hour intervals to culture medium in Petri dishes of 10 cm diameter and raised at 25°. At definite ages the larvae were killed in hot water, punctured and fixed in alcoholic BOUIN, embedded

Table 1.—Number of ocellar hairs in non-tumor stocks, and in  $tu(2)49k: ma^{49d}$ , with standard deviation.

	Females	Males
Iso-Oregon . . .	7.68 ± 1.11	7.64 ± 1.00
$ma\ fl$ . . . . .	6.84 ± 0.75	6.36 ± 0.76
$ma^{49d}$ . . . . .	6.88 ± 1.11	6.94 ± 1.04
$tu(2)49k: ma^{49d}$ (tumor flies)	12.60 ± 1.26	12.36 ± 1.36
$tu(2)49k: ma^{49d}$ (non-tumor flies)	10.52 ± 1.38	11.24 ± 1.42

in paraffin either over xylene or over *n*-butanol, and sectioned at 8 or 10 microns. The stains used were mainly MAYER's acid hemalum, DELAFIELD's iron hematoxylin, and HEIDENHAIN's iron hematoxylin. In some instances eosin or VAN GIESON was used as a counterstain, but neither these nor other counterstains such as azan, MALLORY or FOOT-MASSON were of any help in interpreting the histological picture of the tumors.

A small number of larvae of undetermined age from *y l(1)7, vg bw mt<sup>4</sup>*, *y B<sup>263-43</sup>, tu<sup>9</sup>* and from *tu-36a* have also been examined. The material altogether consists of close to 400 sectioned larvae, of which 217 are *tu(2)49 k: ma<sup>49d</sup>* larvae of known age, 96 are larvae from other tumor stocks, and 28 are from non-tumor stocks. The remaining fifty or so are *tu(2)49 k: ma<sup>49d</sup>* larvae of undetermined age.

#### *Tumor Histogenesis in tu(2)49 k: ma<sup>49d</sup>.*

Although the general progress of tumor formation with the age of the larvae is clear, there is—especially in larvae 80 hours old and older—rather large individual variation in the degree of manifestation. To seriate the material one must, therefore, sometimes disregard the age of the larvae in placing it in the sequence of tumor development.

As will be shown below, the blood cells are the active elements in the formation of the tumors investigated. The literature on the blood cells of *Drosophila* is meagre. POULSON (1945), ROBERTSON (1936), and STARK and MARSHALL (1930) give only little information on the subject, and it is not known to what extent one may refer to results obtained in work with other insects, e. g. cockroach (ERMIN 1939), stick insects (ROOSEBOOM 1937), or moths (YEAGER 1945). The present control material is far too small to give a complete picture of normal conditions, and has been used only to establish what may safely be regarded as anomalous states.

The blood cells of normal *Drosophila* larvae are found free in the hemocoele, and in the "blood forming organ" (STARK and MARSHALL 1930) along the aorta. The blood cells of the hemocoele may be divided arbitrarily into two intergrading types, large and small. This differentiation is found even in the youngest larvae examined. The small blood cells are strongly basophilic, the large ones less so. Vacuoles or crystalline inclusions may often be found in the cytoplasm of the larger cells. Fig. 1 shows the caudal part of the hemocoele of a wild type larva, with darkly stained small blood cells and two lightly stained large ones. The cells in the "blood forming organ" are small and basophilic. It is only in larvae nearing pupation that one finds some large cells in this region.

The first anomaly is observed at 34 hour's age. In 2 out of 5 larvae a few of the large blood cells in the hemocoele display a slight yellowish tinge. This and subsequent darkening of the blood cells is assumed to be due to melanization. Otherwise the cells appear normal.

In some larvae 47 to 52 hours old, the pathological changes in the larger blood cells are clearly evident. In larvae of 47 and 48 hours' age, the nucleus of the affected cells is distinctly visible, but in larvae of 51 and 52 hours' age, the brown colour of some of the affected cells has darkened so much that it is difficult to determine whether a normal nucleus is present, or only clumps of chromatin. However, the affinity for basic stains is lowered so much that it causes some of

the less affected cells to appear lighter than normal cells of a corresponding size in microphotographs. The affected cells often have a polyhedral shape. These



Fig. 1. Normal blood cells in the caudal hemocoele of a wild type larva. *lb*: large blood cells; *sb*: small blood cells; *ch*: chordotonal organ; *fb*: fat body. 765  $\times$ .



Fig. 2. Slightly melanized large blood cells (*mel*) between fat body (*fb*) and hind gut (*hg*) of a 51 hour old *tu(t2)49k: ma<sup>19d</sup>* larva. 765  $\times$ .

abnormal cells are usually found in the extreme caudal part of the hemocoele, where most of the normal free blood cells are present. Sometimes, however, one or a few of the darkened blood cells may be found in the neighbourhood of the hind gut, usually wedged in between the fat body and the gut (Fig. 2). It is, in

fact, repeatedly observed that the abnormal cells appear unable to extricate themselves from positions where the blood stream does not reach them. Apart from being located in the hemocoele proper, abnormal cells are, at this early age, also found in the caudal region of the pericardium where blood cells are loosely aggregated along the heart and paricardial cells. No abnormal cells are found in the "blood forming organ" of the anterior segments.

The moult into third instar takes place at around 60 hours after hatching. Among 6 larvae at 60 hours, one—the only one that has already moulted—shows a new feature: a few of the smaller blood cells of the hemocoele have changed into spindle shape. There is at this time no indication of any darkening in these, nor are they associated with any of the "melanotic" large blood cells. This change is not found in any of the 6 larvae fixed at the age of 65 hours.

Between the age of 65 and that of 70–72 hours, a rapid change takes place. Of the larvae examined at the latter age, many show spindle shaped cells free in the hemocoele, and some show changes in the cells of the pericardium too. Stages of transformation between the normal rounded shape and spindle shape may be seen, but are not common. The spindle shaped cells may be normally coloured or slightly brownish, and they may be found singly or aggregated into small clumps. They are sometimes associated with the melanotic large blood cells, but one does not get the impression of a causal connection between the two anomalies. Finally, the spindle shaped cells are sometimes seen in association with what may be either flakes of brownish intercellular substance or completely necrotic melanotic blood cells. The melanization of some of the larger blood cells has, at this age, progressed so far as to obscure completely the presence of a nucleus in the cell.

In larvae 76 to 78 hours old, many more of the smaller blood cells are found to have become affected and aggregations of these cells are more commonly found anywhere in the caudal half of the hemocoele. It is likewise found that the above-mentioned caudal region of the pericardium is becoming strongly affected. Numerous spindle shaped cells and melanotic large blood cells may be seen there. Fig. 3 shows part of this region in a larva 78 hours old. It will be noticed that some of the spindle shaped cells encapsulate the pericardial cells, a process sometimes seen to have started even in 72 hour old larvae. This development continues until, in strongly affected larvae, a majority of the smaller blood cells are spindle shaped, and the pericardial cells of the caudal region are completely encapsulated. This process does not appear to cause any changes in the pericardial cells.

At 92 hours the spindle shaped cells may have partly infiltrated the fat body as well. Melanization is still slight in the cell aggregates, and cellular elements may be clearly discerned in the whole structure.

The region along the heart is the most consistent of the sites of tumor formation in *tu(2)49k: ma<sup>49d</sup>* larvae. In addition, one or several tumors are often found in the hemocoele. Their location appears to be due to chance, although sites among the coils of the gut seem most frequent. Involvement of the fat body occurs sometimes, but only in the last stages of tumor development. However, most affected larvae also have one tumor in the thorax region. Upon dissection this tumor is found to be lodged in the region of transition of the cardia to the ventricle itself. In the later stages of development the tumor is usually shaped

like a ring or horseshoe enveloping the constriction of the intestine found at this point. The earliest stages in the formation of tumors at this location have been



Fig. 3. Spindle shaped blood cells (sp) and partly encapsulated pericardial cell (pc) from the caudal pericardium of a 72 hour old *tu(2)49k: ma<sup>1st</sup>* larva. 607,50  $\times$ .



Fig. 4. Abnormal cardia from an old *tu(2)49k: ma<sup>1st</sup>* larva. The endodermal parts of the cardia are partly melanized. The peritrophic membrane (pm) is hypertrophied. 103,50  $\times$ .

found in larvae about 90 hours old. The tumor usually encircles the gut constriction, and may also envelop one or more of the caecae. The muscularis of both the cardia and the caecum may become infiltrated, although this is not usual. The successive steps in the development of this type of tumor have not been followed, but Fig. 4 shows how extensive the final result may be in strongly affected old

larvae. Both the ectodermal and the endodermal parts of the cardia are highly abnormal, and the periotrophic membrane is hypertrophied. There is no indication of the imaginal cell nests having taken part in the formation of the tumor, nor is the imaginal cell ring of the fore gut involved. In the tumor stock cultures, a small number of badly affected individuals die before reaching the pupal stage. It seems probable that the larva of Fig. 4 would belong to this group.

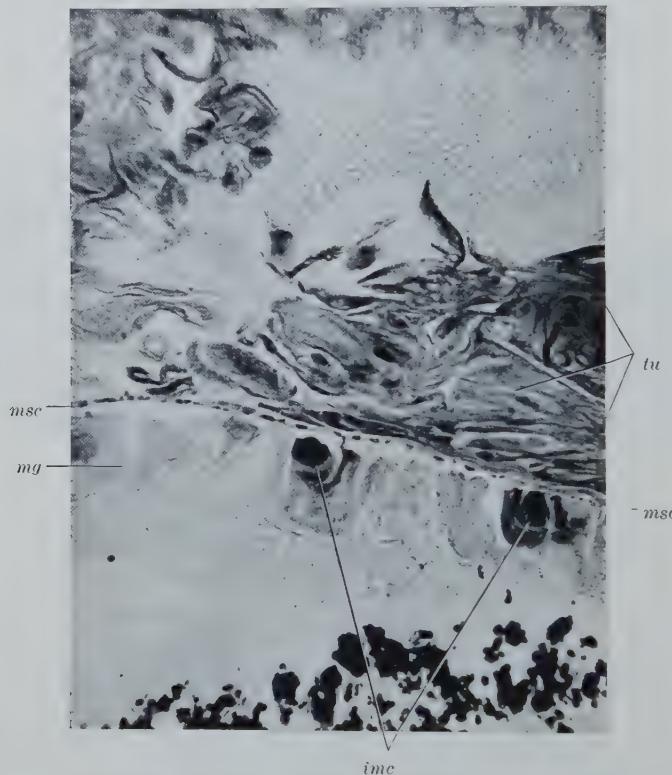


Fig. 5. Slightly melanized tumor (*tu*) along the midgut of a 264 hour old *tu(2)49k; ma<sup>49d</sup>* larva. The gut epithelium (*mg*), the imaginal cell nests (*imc*) and the muscularis (*msc*) all appear unaffected. 940  $\times$ .

It has proved impossible to answer definitely the question of whether the muscularis of the gut is regularly incorporated in adjacent tumors. Fig. 5 shows part of a tumor along the midintestine of a 264 hour old larva (raised at a temperature of 18–20° C<sub>1</sub>). Although the tumors of this larva are very large, in this case the muscularis is clearly not involved.

Once or twice tumor tissue has been found invading imaginal discs, and sometimes flies with, for instance, one wing and a large tumor in the thorax have been found in stock bottles. Most of these cases may probably be explained in terms of mechanical pressure, or else one may assume the blood cells of the outer layer of the tumor to possess a certain amount of amoeboid motility, enabling them to infiltrate the imaginal tissues. The assumption of imaginal cell participation in tumor development does not seem warranted on this ground.

In no case has there been found any indication of mitotic or amitotic division in the tumors. Since the aggregating cells have already started to become melanized this would seem most unlikely. The small size of the cells in question may, however, obscure any mitosis present. A definite statement is, therefore, difficult to make.

18 larvae and pupae were fixed at about 260 hours after hatching, having been kept at a temperature of 18–20° C for the entire period. It looks as if these larvae were more strongly affected than those cultured at 25° C. The many and large tumors found in low temperature larvae may account for the fact that hardly any free blood cells are seen in the hemocoel. It also appears as if the process of melanization of the tumors at this temperature is greatly retarded, since they consist almost solely of non-melanized or slightly melanized material.

#### *The Histology of the Tumors of other Stocks.*

The ages of the larvae discussed below have not been determined. Large and small larvae were picked from stock bottles for fixation, the only precaution taken was the inclusion of a few larvae which showed macroscopic tumors, and a few which definitely did not.

Of *vg bw mt<sup>-1</sup>* (HARTUNG 1950), 18 larvae have been examined.—In 3 second instar larvae, no anomaly was found.—Among 15 third instar larvae, 6 show macroscopic tumors. In 13 of the larvae there are melanized large blood cells, and no free spindle shaped cells. The melanized large blood cells are found free in the hemocoel, and along the heart. In addition, such cells were found, in 7 larvae, surrounding the oesophagus in the region where it extends into the cardia. In 2 larvae, small tumors were found at this same site. In one larva, melanized large blood cells were also found between the antennal disc and the brain. In 4 larvae, cells in the anterior part of the “blood forming organ” have become melanized. Some of the macroscopic tumors have a thin capsule made up of spindle shaped elements.

Of *y B<sup>263-43</sup>* (BURDETTE 1951), 21 larvae have been examined.—Among 7 second instar larvae, 2 show melanized large blood cells free in the hemocoel. No other anomaly has been found in these larvae.—Among 14 third instar larvae, 5 have macroscopic tumors, and 4 others show young tumors with little melanin deposited. In most of these larvae, the tumor was found in the neighbourhood of the vertical posterior part of the hind gut. Fig. 6 shows a typical young tumor at this site. 13 larvae have melanized large blood cells in the hemocoel and along the heart. 4 larvae have such cells in the above mentioned region of the oesophagus/cardia, and 7 show such cells between the antennal disc and the brain. 4 larvae have melanized large blood cells in the anterior “blood forming organ”. 10 of the larvae have free spindle shaped non-melanized or slightly melanized blood cells in the hemocoel, and in 6 larvae spindle shaped cells were found in the posterior pericardium as well.

Of *tu-36a* (BURDETTE 1951, RUSSELL 1942), 14 larvae have been sectioned. — Among 4 second instar larvae, 1 shows melanized large blood cells free in the hemocoel.—Among 10 third instar larvae, 3 show macroscopic tumors. 8 larvae have free melanized large blood cells in the hemocoel and along the heart.



Fig. 6. Young tumor (*tu*) near the hind gut (*hg*) of a *y B<sup>283-43</sup>* larva. Another small aggregation of spindle shaped cells (*tu*) is apposed to the fat body. 612  $\times$ .

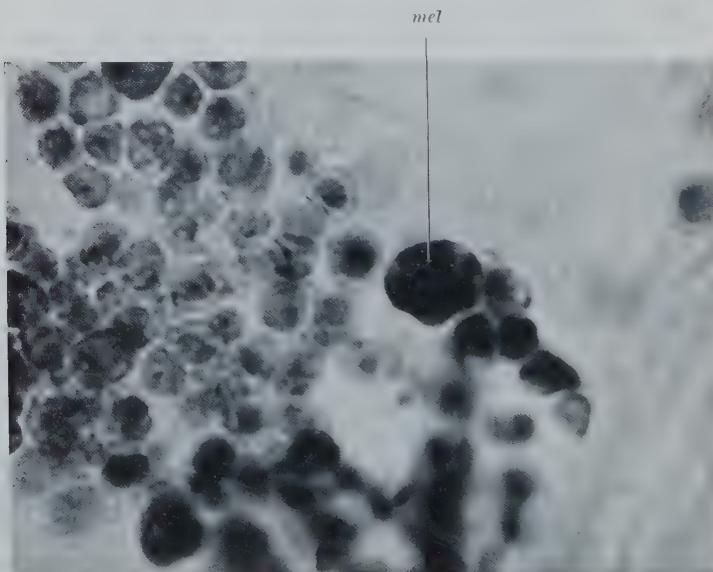


Fig. 7. Single large melanized blood cell (*mel*) together with normal small blood cells under the dorso-caudal hypodermis of a *tu-36a* larva. The preparation is lightly stained, and the smaller cells appear lighter than usual. 300  $\times$ .

Fig. 7 shows one such cell, together with normal blood cells, under the dorso-caudal hypodermis. None has this type of cell at the oesophagus/cardia site,

but 4 larvae have them at the antennal disc. 4 larvae have melanized large cells in the anterior "blood forming organ". 4 larvae have free spindle shaped cells in the hemocoele, and in 2 of these, spindle shaped cells are found in the pericardium as well.

Of *tu<sup>g</sup>* (BURDETTE 1951), 32 larvae have been examined.—Among 16 second instar larvae, 6 show melanized large blood cells, all found free in the hemocoele. 2 larvae show what may be small blood cells in the process of transformation into spindle shaped cells.—Among 16 third instar larvae, 4 show macroscopic tumors. 7 larvae have melanized large blood cells in the hemocoele and along the heart, and one larva has such cells in the anterior "glands" as well. In none

Table 2.—Summary of the histological findings in the six tumor stocks examined.

Stock	Instar	Number examined	With macroscopic tumor	With melanized large blood cells				With spindle shaped blood cells		
				free in hemocoele	at oesophagus/cardia	at antennal disc	in anterior blood forming organ	free in hemocoele	in posterior pericardium	aggregated
<i>vg bw mt<sup>4</sup></i> . . .	II	3	—	—	—	—	—	—	—	—
	III	15	6	13	7	1	1	—	—	1
<i>y B<sup>263-43</sup></i> . . .	II	7	—	2	—	—	—	—	—	—
	III	14	5	13	4	7	4	10	6	4
<i>tu-36a</i> . . . .	II	4	—	1	—	—	—	—	—	—
	III	10	3	8	—	4	4	4	2	—
<i>tu<sup>g</sup></i> . . . . .	II	16	—	6	—	—	—	2?	—	—
	III	16	4	7	—	—	1	10	5	10
<i>y l(1)<sup>7</sup></i> . . . .	II	5	—	—	—	—	—	—	—	—
	III	5	2	4	—	—	—	2	—	—
<i>tu(2)49 k:</i> <i>ma<sup>49d</sup></i>	II	50-100	—	+	—	—	—	—	—	—
	III	over 200	+	+	—	—	—	+	+	+

are melanized cells found at the oesophagus/cardia or the antennal disc sites. In 10 larvae spindle shaped cells are found free in the hemocoele, and 5 larvae show this trait among the cells of the posterior pericardium as well. However, in all 10 larvae, the spindle shaped cells show a tendency to infiltrate the fat body and encapsulate its cells, especially caudally in the hemocoele.

Of *y l(1)<sup>7</sup>* (BRIDGES 1916, RUSSELL 1940, STARK 1918, 1937), 10 larvae have been sectioned.—In 5 second instar larvae, no anomaly which can be connected with tumor formation has been found.—In 5 third instar larvae, 2 show macroscopic tumors. 4 larvae have melanized large blood cells free in the hemocoele. The 2 larvae with tumors also show free spindle shaped cells. 3 of the affected larvae have the gut constricted or occluded.

The results of the histological examination of all six stocks are summarized in Table 2.

#### Discussion.

The first tumor described in *Drosophila melanogaster*—*l(1) 7* (BRIDGES 1916)—was connected with a lethal. Through the work of STARK (1918, 1919a, 1919b,

1935, 1937), the discussion was largely centred around the question of whether these tumors were malignant, their homology with vertebrate tumors generally being taken for granted. It was thought that the tumors arose from imaginal cells, although this view was supported only by circumstantial evidence. RUSSELL (1940) concluded that it was impossible to say from what type of tissue the tumors arose.—No mitotic figures have been described in *l(1)7* tumors.

The lethality of these tumors was regarded by STARK as established after finding that tumors transplanted to wild type larvae caused them to die. The experiments were repeated by RUSSELL (1940) who was unable to confirm the results of tumor malignancy, although she did find that the tumors grew and proliferated in the host larvae. RUSSELL attributed the lethal effect to an occlusion of the larval gut, which took place at 65 hours after hatching, causing the larvae to die of starvation. BEADLE, TATUM and CLANCY (1938) have shown that larvae deprived of food before the "70-hour change" are unable to pupate. However, these authors reckoned larval age from egg laying, while RUSSELL reckons it from egg hatching, and the "70-hour change" of BEADLE, TATUM and CLANCY therefore means a "50-hour change" in RUSSELL's material. It thus seems justifiable to regard the *l(1)7* phenotype as a syndrome, where the lethal effect, as well as the occlusion of the gut and the formation of tumors—and also the eye colour effect in *Dp(1:f)Xc<sup>2</sup>/l(1)7* individuals (BRIDGES and BREHME 1944)—are all primary or secondary effects of a common factor. Another reason for seeking a cause of death other than starvation, is the information that the *l(1)7* larvae of RUSSELL die at 100 hours age, while wild type larvae deprived of food before the "70-hour change" wander about "for several days" before perishing.

WILSON's (1924) hereditary "tumor number 1" can very well be interpreted in terms of blood cell aggregation, although that author contends that the process runs in the reverse direction of that proposed by the present author: ". . . these spindle shaped cells can be seen to be only partially attached to the tumor, and the body cavity is filled with thousands of them which have broken loose" (loc. cit., p. 348).

In the description of the histology of other hereditary tumors, only one author (BRNCIĆ 1949) mentions that a mitosis has been found, namely in *tu<sup>49h</sup>*. However, the mitosis depicted in this paper is the only one found in that author's sectioned material of tumors from several stocks, and it is not absolutely certain that the dividing cell in fact belongs to the tumorous tissue (BRNCIĆ, personal communication).

ERMIN (1939), in experiments with *Periplaneta americana*, induced the formation of "melanized tumors" by injecting emulsified fat, India ink, or yeast cells, into the hemocoele of the insect. The foreign bodies were phagocytized by blood cells, which thereupon aggregated and formed a syncytium. This syncytium was subsequently encapsulated by other blood cells, which became spindle shaped in the process. Melanization then occurred, and the result was a tumor, the appearance of which is strongly reminiscent of the figures published of *Drosophila* tumors (STARK 1937, WILSON 1924, etc.). ERMIN concludes that the melanin formation is an enzymatic defence reaction typical of insects, shunting

toxic substances from the degenerating blood cells into a metabolic "blind alley", melanin being very stable.

Similar tumors have been found by other authors in Lepidopteran larvae (HOLLANDE, METALNIKOV, quoted by ROOSEBOOM 1937) and in *Carausius morosus* (ROOSEBOOM *ibid.*) after injection of micro-organisms. No melanization took place in the latter case.

SCHARRER and LOCHHEAD (1950), on the basis of ERMIN's results, tentatively suggest that the tumors of WILSON, and others, may be formed by blood cells, with infection as the causative agent, arguing that the histological picture is quite similar, and that tumor incidence is higher in culture bottles yielding fewer flies, where also excessive growth of bacteria and moulds is more frequent.

This explanation is, however, not in accord with the genetic data, nor with the everyday experience in work with *Drosophila* tumor stocks. Cultures which yield many tumor flies show no unusual amount of infection, and the genetic data indicate at least a genetically determined susceptibility far above that of normal stocks. Also, the syncytium of early *Periplaneta* and *Carausius* "tumors" is replaced by a mass of closely apposed cells in *Drosophila* tumors (Fig. 5, or WILSON 1927, Fig. 1). This difference may depend upon differences between the organisms employed, but the general occurrence of syncytia after injection in widely different insect groups makes this less probable. Likewise, the beginning of melanization of the *Drosophila* blood cells before aggregation takes place indicates a process radically different from that following infection.

In view of the present observations there can be little doubt that in the six *Drosophila* stocks studied the tumors are formed through blood cell aggregation. Some of the steps in the histogenesis have been determined, but the mechanism is admittedly not yet understood. It does not appear as if the progressive melanization of the larger blood cells directly induces the changes in the smaller blood cells. In old larvae of several stocks, melanized large blood cells may be found even if no trace of tumor formation is manifest, and in *tu<sup>g</sup>*, spindle shaped cells—free or in aggregates—may be found even where melanized large blood cells are not. However, it still looks as if the formation of the tumor *sensu stricto* is in some way connected with the tendency of the spindle shaped cells to encapsulate certain objects or structures, e. g. the pericardial cells in *tu(2)49k:ma<sup>49d</sup>*, the hind gut in *y B<sup>263-43</sup>* and the fat body in *tu<sup>g</sup>*. But this process does not—at least in the two first cases mentioned—lead to a degeneration or melanization of the encapsulated structures.

There has been found—except in the case of *y l(1)7*—no other anomaly in the larvae which might account for the melanization of the blood cells, and it remains an open question whether the abnormal behaviour depends directly upon the genetic constitution of the blood cells themselves, or whether it is a reaction to an as yet undiscovered metabolic anomaly of the organism. The histological differences observed between the several stocks may be taken as indicating either primary differences of the genes involved in the different stocks, or else differences in the metabolic conditions to which the blood cells react.

The lack of conformity of the patterns of reaction among the tumor stocks, makes one hesitate to accept a common explanation. On the contrary, it seems

probable that the changes in *Drosophila* blood cells which lead to tumor formation may be brought about by several causes. Infection cannot be completely ruled out as a possibility even in the case of genetically controlled tumors, and probably accounts for the not uncommon sporadic tumors found at one time or another in most laboratory stocks, and which on inbreeding do not give rise to tumor stocks.

The only common trait which appears to be present in several of the cases, is what might be termed a "stress situation", caused by a lethal factor [as in *l(1)7*, and see RAPOPORT 1938], wound healing or injected foreign particles (ERMIN op. cit., etc.) or certain chemicals (RAPOPORT 1946, GERSH 1946), and possibly the genetic constitution of the stocks investigated in this paper.

The observations presented above show that no proliferation of the blood cells takes place after they have aggregated to form tumors. It remains an open question whether an abnormal proliferation takes place before the period of aggregation. No counts have been made, but one does not get the impression that such a proliferation is significant in the stocks investigated. It therefore seems clear that atypical growth in the sense of abnormal cell proliferation cannot be taken for granted in any *Drosophila* tumor, and that parallels with vertebrate material may only be drawn after careful elucidation of the differences and similarities involved. Transplantation experiments with insect tumors do not afford any information regarding the tumors' ability to proliferate in the new host, unless controls using other foreign particles have been negative.

#### Summary.

1. The tumor phenotype of *tu(2)49k:ma<sup>49d</sup>* of *Drosophila melanogaster* is controlled by a recessive factor in the second chromosome, and modifiers in the first and third chromosomes.

2. Tumor development is first detectable in the larvae, at around 35 hours after hatching, by a melanization of the larger blood cells. This melanization progresses and at around 65 hours' age is accompanied by a change in some of the smaller blood cells, into spindle shape and subsequent melanization. After 70-75 hours some spindle shaped cells aggregate, sometimes enclosing larger melanized cells. After 85 hours' age, these aggregations of anomalous cells are found in three main loci, namely along the heart, in the caudal hemocoel, and in the region of the cardia. The tumors become macroscopically visible as black nodules at around 96 hours of age.

3. In late stages the tumors may infiltrate the fat body. Rarely they invade the muscularis of the midgut, and a few times they have been found to infiltrate imaginal discs.

4. It is demonstrated that tumor formation is the result of blood cell aggregation, and not of atypical proliferation of the cells.

5. The histology of five other tumor stocks has been examined, and found not to contradict the above interpretation even for these stocks.

6. In the discussion, possible causes for the anomalous behaviour of the blood cells are proposed, and the dangers of using *Drosophila* tumors as a parallel to vertebrate ones, without careful consideration of the differences involved, are pointed out.

### Zusammenfassung.

1. Der Tumor-Phänotyp des Stammes  $tu(2)49k:ma^{49d}$  von *Drosophila melanogaster* steht unter der Kontrolle eines Rezessivfaktors im 2. Chromosom und von Modifikationsfaktoren im 1. und 3. Chromosom.

2. Die ersten Anzeichen von Tumor-Entwicklung treten in der Larve etwa 35 Std nach dem Schlüpfen auf und bestehen in Melanisierung der größeren Blutzellen. Diese Melanisierung schreitet fort, bis sie im Alter von etwa 65 Std von einer Veränderung in einigen der kleineren Blutzellen begleitet wird, die Spindelform annehmen und ebenfalls melanisiert werden. Im Alter von 70 bis 75 Std formen einige der Spindelzellen Aggregate, mitunter um größere melanisierte Zellen. Mit 85 Std finden sich solche Aggregate anomaler Zellen in 3 hauptsächlichen Regionen, nämlich am Herzen entlang, im kaudalen Hämocöl und in der Gegend der Kardia. Mit ungefähr 96 Std werden die Tumoren als schwarze Knötchen makroskopisch sichtbar.

3. In späteren Stadien können die Tumoren den Fettkörper infiltrieren. In seltenen Fällen wandern sie auch in die Muscularis des Mitteldarms ein, und einige Male konnte eine Infiltration der Imaginalscheiben festgestellt werden.

4. Diese Beobachtungen zeigen, daß Tumorbildung das Ergebnis einer Aggregation der Blutzellen ist, nicht einer atypischen Zell-Proliferation.

5. Fünf weitere Tumorstämme sind histologisch untersucht worden; die Beobachtungen stehen nicht im Widerspruch zu den oben beschriebenen.

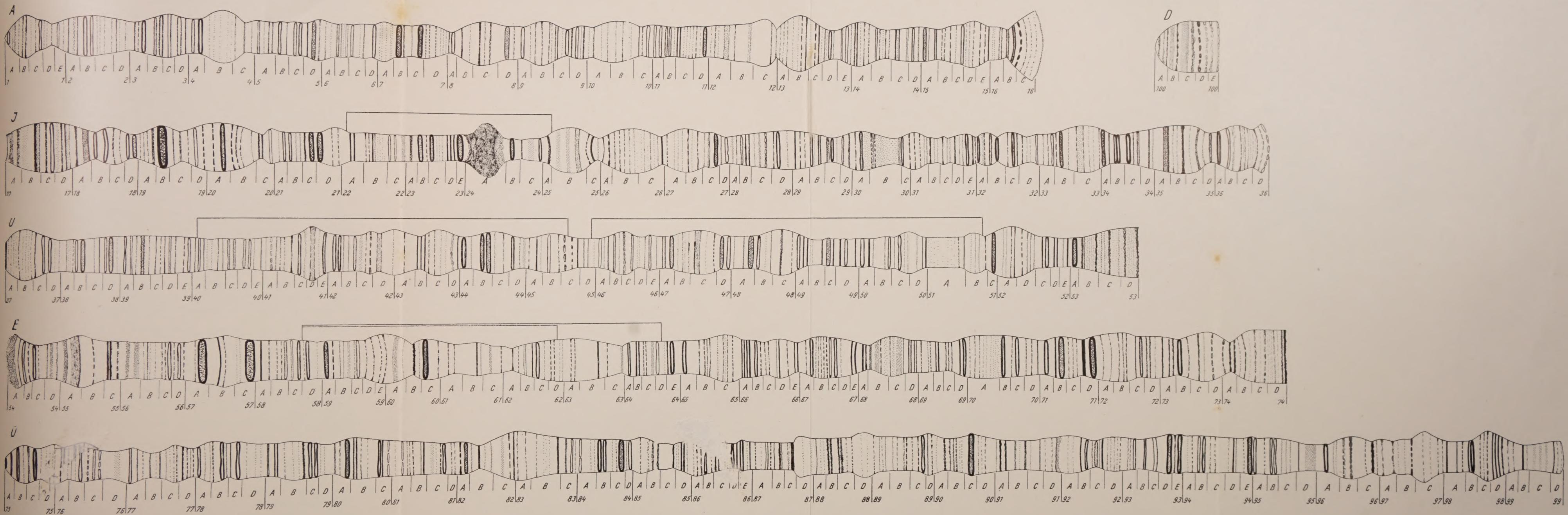
6. In der Diskussion werden mögliche Ursachen für das anomale Verhalten der Blutzellen aufgestellt. Es wird darauf hingewiesen, daß es riskant ist, ohne sorgsame Berücksichtigung der Unterschiede *Drosophila*-Tumoren als Bildungen anzusehen, die den Wirbeltiertumoren entsprechen.

### Literature Cited.

BEADLE, G. W., E. L. TATUM and C. W. CLANCY: Food level in relation to rate of development and eye pigmentation in *Drosophila melanogaster*. Biol. Bull. **75**, 447 (1938). — BRIDGES, C. B.: Non-disjunction as proof of the chromosome theory of heredity. Genetics **1**, 1 (1916). — BRIDGES, C. B., and K. S. BREHME: The mutants of *Drosophila melanogaster*. Carnegie Inst., Publ. **552** (1944). — BRNCI, DANCO: Un nuevo tumor hereditario de la *Drosophila melanogaster*  $tu^{49h}$ . Biológica **11**, 69 (1949). — BURDETTE, W. J.: Tumors and mutations in *Drosophila*. Texas Rep. Biol. a. Med. **8**, 123 (1950a). — Studies on *Drosophila* tumors. Cancer Res. **10**, 209 (1950b). — Incidence of tumors in different strains of *Drosophila*. Drosophila Information Service **25**, 101 (1951). — ERMIN, R.: Über Bau und Funktion der Lymphocyten bei Insekten (*Periplaneta americana* L.). Z. Zellforsch. **29**, 613 (1939). — GERSH, E. S.: Chemically induced phenocopies in *Drosophila melanogaster*. Drosophila Information Service **20**, 86 (1946). — GHELELOVITCH, S.: Une nouvelle tumeur héréditaire chez la *Drosophila* (*Drosophila melanogaster* MEIGEN). C. r. Acad. Sci. Paris **230**, 1002 (1950). — HARTUNG, E. W.: The inheritance of a tumor in *Drosophila melanogaster*. J. Hered. **41**, 269 (1950). — HARTUNG, E. W., and M. G. TILLINGHAST: The nature of the pigmented sheath in *Drosophila* tumors. Science (Lancaster, Pa.) **109**, 565 (1949). — OFTEDAL, PER: Genetics and histogenesis of a new tumor,  $tu(2)49k$ . Drosophila Information Service **25**, 122 (1951). — Histology and histogenesis of *Drosophila* tumors. Science (Lancaster, Pa.) **116**, 392 (1952). — POULSON, D. F.: On the origin and nature of the ring gland (WEISSMANN's ring) of the higher Diptera. Trans. Conn. Acad. Arts a. Sci. **36**, 449 (1945). — RAPORT, J. A.: Hereditary lethal tumors in *Drosophila*. Bull. Biol. Med. exper. URSS. **6**, 725 (1938). — Carbonyl compounds and the chemical mechanism of mutations. C. r. Acad. Sci. URSS. **54**, 63 (1946). — ROBERTSON, C. W.: The

metamorphosis of *Drosophila melanogaster*, including an accurately timed account of the principal morphological changes. *J. of Morph.* **59**, 351 (1936). — ROOSEBOOM, M.: Contribution à l'étude de la cytologie du sang de certains insectes, avec quelques considérations générales. Doctor's thesis, University of Leiden, Holland. Haarlem: Joh. Enschedé en Zonen 1937. — RUSSELL, E. S.: A comparison of benign and "malignant" tumors in *Drosophila melanogaster*. *J. of Exper. Zool.* **84**, 363 (1940). — The inheritance of tumors in *Drosophila melanogaster*, with especial reference to an isogenic strain of *st sr tu-3'a*. *Genetics* **27**, 612 (1942). — SCHARRER, B., and M. S. LOCHHEAD: Tumors in the Invertebrates: *A Review*. *Cancer Res.* **10**, 403 (1950). — SCHWEITZER, M. D.: Collecting eggs. *Drosophila Information Service* **5**, 64 (1935). — STARK, M. B.: An hereditary tumor in the fruit fly, *Drosophila*. *J. Canc. Res.* **3**, 279 (1918). — A benign tumor that is hereditary in *Drosophila*. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **5**, 573 (1919a). — An hereditary tumor. *J. of Exper. Zool.* **27**, 507 (1919b). — Varieties of tumor. *Drosophila Information Service* **4**, 62 (1935). — The origin of certain hereditary tumors in *Drosophila*. *Amer. J. Canc.* **31**, 253 (1937). — STARK, M. B., and A. K. MARSHALL: The blood-forming organ of the larvae of *Drosophila melanogaster*. *J. Amer. Inst. Homoeopathy* **1930**. — WILSON, I. T.: Two new hereditary tumors in *Drosophila*. *Genetics* **9**, 343 (1924). — YEAGER, J. F.: The blood picture of the southern armyworm (*Prodenia eridania*) (Key No K-334). *J. Agricult. Res.* **71**, 1 (1945).

PER OFTEDAL, Radiumhospitalet, Bestun-Oslo, Norway.



Tafel I. Riesenchromosomenkarte von *Drosophila subobscura* COLL. A ist das X-Chromosom, J, U, E, O die langen Autosomen, D das Dot-Chromosom. Die Karten beginnen links mit dem Chromozentrumende. Oberhalb der Karten sind die Grenzen von Inversionen abgetragen (s. Text!).



## Band 85

## Inhalt

## 3. Heft

Seite

SCHWEMMLE, J., und W. KOEPCHEN, Weitere Untersuchungen zur selektiven Be- fruchtung . . . . .	307
ONDRAŠCHEK, H., Vererbungsstudien an <i>Aphiochaeta xanthina</i> SPEIS (Phoridae). .	347
MAINX, F., TH. KOSKE und E. SMITAL, Untersuchungen über die chromosomale Struk- tur europäischer Vertreter der <i>Drosophila obscura</i> -Gruppe. Mit 3 Textabbildungen und 1 Tafel . . . . .	354
KOSKE, TH., Artkreuzungsversuche in der <i>Obscura</i> -Gruppe der Gattung <i>Drosophila</i> . Mit 1 Textabbildung . . . . .	373
STUMM-ZOLLINGER, E., Vergleichende Untersuchung über die Inversionshäufigkeit bei <i>Drosophila subobscura</i> in Populationen der Schweiz und Südwesteuropas. Mit 10 Textabbildungen . . . . .	382
OFTEDAL, P., The histogenesis of a new tumor in <i>Drosophila melanogaster</i> , and a com- parison with tumors of five other stocks. With 7 figures in the text . . . . .	408

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Warenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürfen.

## Aufnahmebedingungen.

Der Inhalt der Arbeit soll dem Gebiet der allgemeinen oder speziellen Genetik, der Cytogenetik, der Grenzfragen der Entwicklungsphysiologie und Genetik, der biophysikalischen Grundlagen der Genetik oder der experimentellen Evolutionsforschung angehören. Arbeiten aus den angewandten Gebieten der Tier- und Pflanzenzüchtung oder der Humangenetik werden nur aufgenommen, wenn die Ergebnisse auch für die Grundlagenforschung wichtig sind.

Die eingereichten Manuskripte müssen völlig druckfertig sein. Der Verlag übernimmt **Korrekturkosten** nur bis zur Höhe von 10% der Satzkosten. Die Manuskripte sind so kurz und übersichtlich wie möglich zu fassen. Außer der deutschen Sprache kann auch eine der anderen drei Kongreßsprachen verwendet werden.

Die für Petitsatz vorgesehenen Manuskriptteile sind am Rande mit einem senkrechten Strich und Hinzufügung des Buchstabens **p** zu kennzeichnen.

Autorennamen sind im Manuskript mit großen Buchstaben zu schreiben oder doppelt zu unterstreichen.

Lateinische Tier- und Pflanzennamen, Gensymbole und mathematische Formeln sollen *kursiv* gedruckt werden und sind im Manuskript *gewellt* zu unterstreichen, ebenso weitere Hervorhebungen im laufenden Text. Gesperrter Druck wird nicht ausgeführt.

Literaturhinweise sind im Text durch den Namen des Autors mit der Jahreszahl der Veröffentlichung, z. B. Sax 1947, anzuführen; am Schluß der Arbeit ist ein nach Autorennamen alphabetisch geordnetes Literaturverzeichnis zu geben, welches Titel der Arbeit, Titel der Zeitschrift, Bandzahl, Seitenzahl und Jahreszahl enthält; z. B. SAX, K.: Temperature effects on X-ray induced chromosome aberrations. Genetics 32, 75 (1947).

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, zu bevorzugen sind durch Strichätzung reproduzierbare Figuren. Diagramme sind als Bleistiftzeichnungen einzureichen. Abbildungsbeschriftungen sind ebenfalls nur mit Bleistift anzugeben. Die Abbildungen sind getrennt vom Text auf besonderem Bogen einzureichen. Die Abbildungsunterschriften gehören dagegen zum Text und sind dem Manuskript beizugeben.

## Die quantitative Elektrophorese in der Medizin

Herausgegeben von Professor Dr. H. J. Antweiler, Bonn, unter Mitarbeit von Privatdozent Dr. H. Ewerbeck, Köln, Professor Dr. A. Leinbrock, Professor Dr. B. Schuler, Professor Dr. K. Stürmer, Bonn. Mit 122 Abbildungen. VII, 212 Seiten. 1952.

Steif geheftet DM 29.70

Aus den Besprechungen: Ein Gremium von Experten auf dem Gebiet der Elektrophorese hat sich in diesem Buch zu einer besonders wertvollen Arbeit zusammengefunden. Sie vermitteln die theoretischen Grundlagen der Methoden und ihre praktische Durchführung (ANTWEILER). Die grundlegenden Kenntnisse über die Physiologie des Eiweißes (EWERBECK) und die praktische Verwertbarkeit in der Klinik auf dem Gebiet der inneren Medizin (B. SCHULER), Kinderheilkunde (EWERBECK), Frauenheilkunde (STÜRMER) und Dermatologie (LEINBROCK). Neben Bekanntem werden viele neue Untersuchungen und Eigenergebnisse publiziert. Der entscheidende Wert aber, der das Buch zum unentbehrlichen Ratgeber für jeden Kliniker und Wissenschaftler macht, ist die Fülle von Anregungen und das ausgezeichnete Literaturverzeichnis. Gerade weil so manches noch ungeklärt, nicht abgerundet und abgeschlossen ist, wird das Erscheinen dieses Buches dankbar als zuverlässiger Helfer empfunden werden. Es wird keiner Werbung bedürfen, sondern rasch seinen großen Leserkreis finden.

„Zeitschrift für Geburtshilfe“

## Geschichte der Physiologie

Von Dr. med. K. E. Rothschild, a. o. Professor am Physiologischen Institut der Universität Münster. (Lehrbuch der Physiologie in zusammenhängenden Einzeldarstellungen.) Mit 123 Abbildungen, im Text. XI, 249 Seiten. 1953. Ganzleinen DM 29.60

Inhaltsübersicht: **Einleitung.** — **I. Die Physiologie der Antike:** Die Anfänge physiologischen Denkens bei den griechischen Naturphilosophen und bei den Hippokratikern. Die Physiologie des Aristoteles und der Schule von Alexandria. GALENOS VON PERGAMON und die römische Physiologie. — **II. Die Physiologie des Mittelalters:** Frühes Mittelalter, Arabische Physiologie, Salerno. Scholastik, Renaissance, Humanismus und Ausklang des Mittelalters. — **III. Der Ausbau der Grundlagen und die Fortschritte der Physiologie im 16. und 17. Jahrhundert:** Die Erneuerung der Anatomie im 16. Jahrhundert. Die Anwendung physikalischer Prinzipien auf physiologische Probleme durch die Iatrophysiker im 17. Jahrhundert. Die Anwendung chemischer Prinzipien auf physiologische Probleme durch die Iatrochemiker. Die Entdeckung des Blutkreislaufs (IBN AN NAFIS, SERVET, COLOMBO, CAESALPINUS, HARVEY, DE WALE). Der weitere Ausbau der Physiologie im 17. Jahrhundert, besonders in England. Die Anfänge mikroskopischer Untersuchungen in ihrer Bedeutung für die Lösung physiologischer Probleme (M. MALPIGHI, A. VAN LEEUWENHOEK). — **IV. Die Physiologie des Aufklärungszeitalters:** HERMANN BOERHAAVE, FRIEDRICH HOFFMANN, GEORG ERNST STAHL, ALBRECHT VON HALLER und der Stand der Physiologie um die Mitte des 18. Jahrhunderts. Die Physiologie am Ausgang des 18. Jahrhunderts. — **V. Die Physiologie im 19. Jahrhundert:** Allgemeine Entwicklungslinien. Das romantische Zwischenspiel in der Physiologie. Die empirische Richtung in der Physiologie am Beginn des 19. Jahrhunderts (PURKINJE, MAGENDIE usw.). JOHANNES MÜLLER als Physiologe. CARL LUDWIG. Der Kreis der MÜLLER-Schüler (HELMHOLTZ, DU BOIS-REYMOND, BRÜCKE usw.). Die Schule von CARL LUDWIG (FICK, v. KRIES, v. FREY, PAWLOW, LUCIANI usw.). CLAUDE BERNARD und die französische Physiologie des 19. Jahrhunderts. Die chemische Richtung der Physiologie im 19. Jahrhundert, besonders in Deutschland. CARL VOIT, OTTO FRANK, FRIEDRICH LEOPOLD GOLTZ, EWALD HERING. Die englische und amerikanische Physiologie des 19. Jahrhunderts. Die Entwicklung der skandinavischen, holländischen und belgischen Physiologie im 19. Jahrhundert. — **VI. Rückblick, Ausblick und Schluß.** — **Schrifttum.** — **Namen- und Sachverzeichnis.**

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Diesem Heft liegen drei Prospekte des Springer-Verlages, Berlin - Göttingen - Heidelberg, bei.

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg. — Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg.  
Printed in Germany.